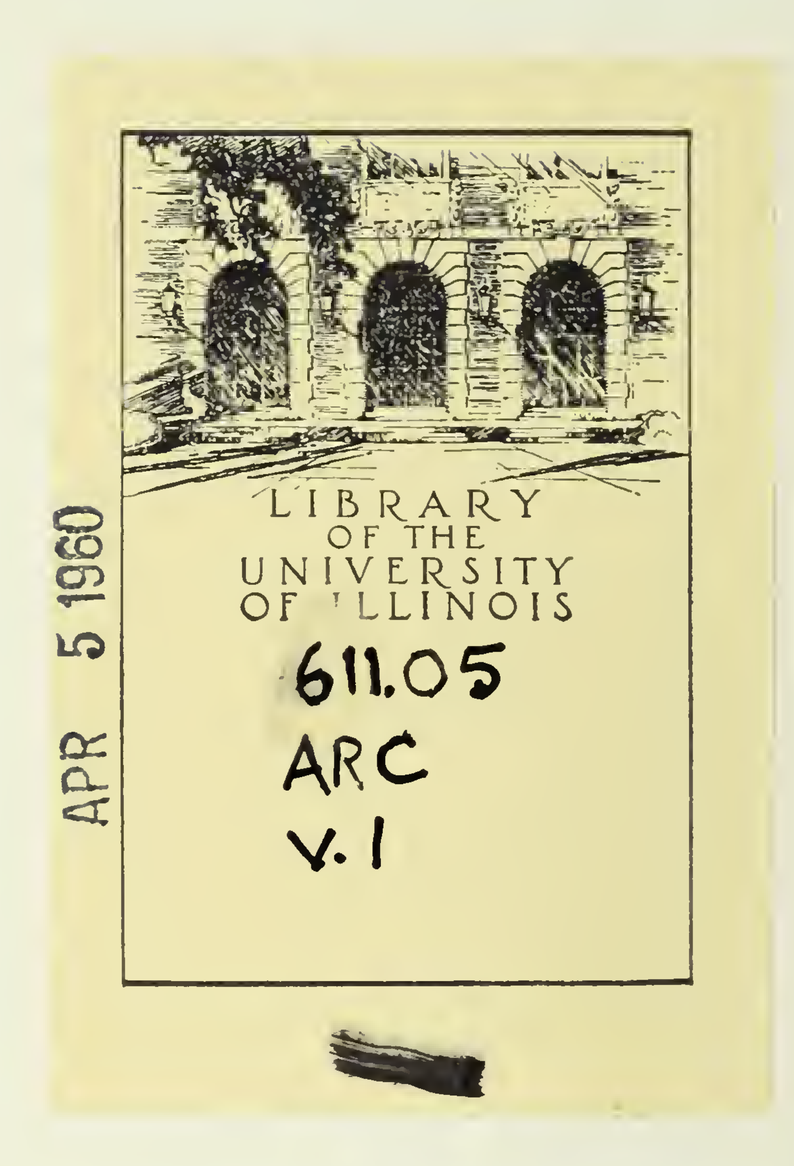

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY
OF ILLINOIS
611.05
ARC
v. 1
APR 5 1960

ARCHIVES

D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

TOME I

COULOMMIERS
Imprimerie PAUL BRODARD.

ARCHIVES

D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

PUBLIÉES PAR

E.-G. BALBIANI ET **L. RANVIER**

PROFESSEUR D'EMBRYOGÉNIE COMPARÉE
AU COLLÈGE DE FRANCE

PROFESSEUR D'ANATOMIE GÉNÉRALE
AU COLLÈGE DE FRANCE

L.-F. HENNEGUY
Secrétaire de la Rédaction

TOME I. — 1897

Avec 23 planches hors texte en noir et en couleurs.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1897

TABLE DES MATIÈRES

N° du 31 janvier 1897.

N° du 31 mai 1897.

N° du 10 novembre 1897.

N° du 25 avril 1898.

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

ARCHIVES
D'ANATOMIE MICROSCOPIQUE

INTRODUCTION

Nous dirons en peu de mots les raisons qui nous ont déterminés à fonder les *Archives d'anatomie microscopique.*

Plus lente à se décider que d'autres pays de l'Europe, la France est entrée largement aujourd'hui dans la voie des recherches microscopiques; cependant aucun des recueils qui y ont été créés jusqu'ici pour la publication des travaux de biologie ne mentionne expressément par son titre qu'il est ouvert aux investigations microscopiques, et encore moins qu'il leur est spécialement consacré.

Au grand courant des travaux relatifs à l'anatomie des tissus, ou histologie, est venu se joindre l'affluent grossissant chaque jour de ceux qui ont pour objet l'embryologie humaine et comparée; en outre, depuis une vingtaine d'années, l'étude de la cellule, qui tend à se constituer, sous le nom de cytologie, comme une branche spéciale de l'anatomie générale, provoque aussi de nombreux travaux. Il en résulte que les journaux qui suffisaient autrefois pour

Janvier 1897.

la publication des recherches effectuées dans le domaine entier de la biologie ne peuvent plus, faute de place, donner le même développement à chacune des branches de cette science, et sont obligés de se spécialiser, comme le font aussi les investigateurs qui veulent se tenir au courant des progrès accomplis dans celle de ces branches à laquelle ils se sont plus spécialement adonnés. C'est ainsi qu'en Angleterre l'anatomie microscopique s'est séparée depuis plus de quarante ans de la zoologie descriptive et systématique et de la physiologie, et a son recueil spécial dans l'excellent *Quarterly Journal of microscopical Science*, arrivé aujourd'hui à son 37e volume.

En Allemagne, **Max Schultze** a fondé, en 1865, l'*Archiv für mikroskopische Anatomie*, dont le succès n'est pas moindre que celui du périodique anglais.

En France, cette autonomie de la microscopie, au point de vue de sa diffusion par les journaux, ne s'est pas encore réalisée, au moins d'une manière aussi complète que dans les deux pays précédents, et nous n'avons encore aucun périodique qui lui soit aussi spécialement consacré que les deux célèbres recueils étrangers mentionnés plus haut.

Dans les mémoires publiés par ces derniers, nous trouvons des travaux afférents aux trois branches des sciences micrographiques dont nous avons fait précédemment l'énumération : l'histologie, la cytologie et l'embryologie animale. Nos *Archives* leur donneront également l'hospitalité, car toutes trois emploient les mêmes moyens d'étude. Nous ajouterons que nous ne les restreindrons pas uniquement au règne animal, mais que nous accueillerons aussi les travaux concernant le règne végétal, lorsque les faits qu'ils nous apporteront serviront à éclairer les questions de biologie générale, surtout en ce qui concerne la cytologie et

l'embryologie. Une part sera faite aussi aux recherches comprises aujourd'hui sous la rubrique de mécanique du développement des organismes, qui n'est autre chose que la méthode expérimentale appliquée aux phénomènes évolutifs, observables au microscope. On sait combien cette branche nouvelle de la biologie a déjà fait de progrès sous l'impulsion que lui a donnée **W. Roux**, le célèbre professeur de Halle. Nous n'exclurons que les travaux qui, sortant du domaine de la science pure, auront une application pratique quelconque, telle que l'hygiène ou la médecine.

Après avoir défini le genre de travaux auquel notre recueil ouvrira ses pages, il nous reste à dire ce que nous pensons de son avenir. Cet avenir n'est pas entre nos mains : il dépend tout entier de ceux qui voudront bien devenir nos collaborateurs, du nombre et de la valeur des travaux dont ils nous confieront la publication. Si la raison d'être suffisait pour assurer le succès, nous serions certains d'avance de celui de notre journal, car nous croyons qu'il répond à un *desideratum* de la presse biologique actuelle, et cet avis est aussi celui d'un grand nombre de nos confrères dont l'encouragement ne nous a pas manqué. Il n'usurpe aucune place, mais vient occuper celle que nous jugions jusqu'à présent inoccupée, ou plutôt qui n'avait jamais eu d'occupant, chose d'autant plus singulière pour la France, si l'on considère qu'elle est la patrie de **Bichat**, le créateur de l'anatomie générale; de **Dujardin**, dont les observations microscopiques ont jeté une si vive lumière sur les organismes unicellulaires et la substance vivante en général ; de **Ch. Robin**, dont les travaux ont tenu une grande place en anatomie microscopique ; de **Claude Bernard**, qui, par ses travaux et ses études, a commencé l'édification de la physiologie générale, c'est-à-dire la physiologie des éléments

cellulaires qui composent les tissus; de **Pasteur** enfin, qui créa la microbiologie en observant au microscope les agents de fermentation et d'infection dont son génie lui avait fait pressentir les lois communes.

Nous ajouterons que nous avons confié les fonctions de secrétaire de la rédaction à M. le D[r] **F. Henneguy**, dont chacun connaît les beaux travaux en micrographie, et que nous avons trouvé chez MM. **Masson et C[ie]**, nos éditeurs, un bon accueil et un empressement à seconder nos vues dont nous les remercions ici publiquement.

Janvier 1897.

E.-G. Balbiani.
L. Ranvier.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DES SÉCRÉTIONS ÉPITHÉLIALES

DANS

L'APPAREIL FEMELLE DES ARACHNIDES

Par E.-G. BALBIANI

PLANCHES I ET II.

I

SUR LA SÉCRÉTION D'UNE MATIÈRE SOYEUSE DANS L'APPAREIL FEMELLE DES ARANÉIDES.

Lorsque l'œuf mûr, chez les animaux, ne se présente pas sous sa forme la plus simple, c'est-à-dire celle d'une cellule réduite à son protoplasma et son noyau, comme cela a lieu chez beaucoup d'espèces inférieures, il est entouré d'une ou plusieurs enveloppes, et renferme souvent, en outre, une réserve nutritive pour son propre accroissement ou celui de l'embryon qui doit se développer dans son intérieur. La partie plastique ou germinative proprement dite de l'œuf est toujours un produit direct de l'ovaire, tandis que les parties protectrices ou nutritives sont ordinairement formées dans des régions spéciales de l'appareil femelle, soit dans l'oviducte, soit dans des organes glandulaires spéciaux qui constituent les annexes de cet appareil. Mais il arrive quelquefois aussi que c'est l'ovaire lui-même qui donne à la fois naissance au germe, à ses enveloppes et à la matière nutritive de l'œuf, et pour répondre à ces divers usages, ses éléments subissent des différenciations qui, suivant

le rôle qu'ils sont appelés à jouer dans l'ovogenèse, les font distinguer en cellules germinatives, nutritives et épithéliales. C'est ce qu'on observe, par exemple, chez un grand nombre d'Arthropodes, les Insectes et quelques Crustacés (*Apus*, *Branchipus*, *Daphnia*, etc.).

Malgré la diversité de formes et de fonctions que les éléments cellulaires de l'ovaire présentent chez l'adulte, on s'est accordé pendant longtemps à leur attribuer une origine commune : l'épithélium primitif de l'ovaire, qui est lui-même une formation mésodermique, mais il résulte des recherches récentes que cette origine est loin de pouvoir être regardée comme une loi générale, et que, s'il en est ainsi dans quelques cas, comme chez *Phyllodromia*, d'après **Heymons**[1], chez *Stenobothrus* et *Xiphidium*, d'après **Graber**[2] et **Wheeler**[3], chez un grand nombre d'autres Insectes, les cellules folliculaires seules sont de provenance mésodermique, tandis que les cellules sexuelles naissent tantôt d'une prolifération locale du blastoderme (*Forficula*, les Aphides) ou d'une des couches germinatives de l'embryon (*Periplaneta*, *Gryllus*, d'après **Heymons**), tantôt d'une masse cellulaire indépendante, antérieure à ces couches, comme chez les Diptères[4].

Chez les Aranéides, qui nous occupent plus particulièrement ici, on n'a pas constaté une différenciation aussi précoce des éléments de l'ovaire chez l'embryon, mais cette différenciation devient très nette chaque fois que, dans le cours de la vie de ces animaux, un follicule ovigère nouveau se forme dans l'ovaire. Bien que les phénomènes primordiaux de l'ovogenèse ne rentrent pas dans le cadre de cette étude, je rappellerai brièvement les modifications qui se passent alors dans leur ovaire.

1. R. Heymons, Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. LIII, 1891, p. 434.
2. V. Graber, Beiträge zur vergl. Embryol. der Insekten. *Denkschr. Acad. Wiss. Wien*, t. LVIII, 1891.
3. Wheeler, A Contribution to Insect Embryology. *Journ. of Morphology*, t. VIII, 1893.
4. E.-G. Balbiani, Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les Insectes. *Recueil zoolog. suisse*, t. II, 1885, p. 527. — R. Heymons, Die Embryonalentwickelung der Dermapteren und Orthopteren, unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung monographisch bearbeitet, 1895.

Le point de départ de la formation de l'œuf est la couche épithéliale qui constitue la partie fondamentale de l'ovaire. Cet épithélium devant nous occuper spécialement par la suite, en raison des phénomènes intéressants dont il est le siège, mérite une description plus détaillée que celle que lui ont généralement consacrée les auteurs. **V. Carus**[1] et **von Wittich**[2] n'ont fait que mentionner son existence sans en donner une description particulière. **H. Ludwig**[3] en parle avec quelque détail : il l'a nettement reconnu chez la Tégénaire domestique, mais il le décrit comme formé par une couche de substance finement granuleuse, dans laquelle sont placés à intervalles réguliers de grands noyaux arrondis de $0^{mm},007$ à $0^{mm},009$. Telle est également la constitution que **Bertkau**[4] assigne à l'épithélium ovarique des Agélénides, tandis que chez les Attides, les Thomisides, *Segestria*, il le décrit comme formé de cellules distinctes, de forme hexagonale par pression réciproque. Chez l'Epéire diadème, **Schimkewitsch**[5] pense que des cellules épithéliales bien délimitées n'existent que dans le jeune âge, tandis que chez l'adulte leurs limites s'effacent, comme **Bertkau** dit l'avoir observé chez les Agélénides. En revanche, chez cette même espèce, MM. **Vogt** et **Yung**[6] décrivent l'épithélium comme formé de cellules cylindriques distinctes à peu près toutes de même hauteur. Ils admettent comme **Schimkewitsch** que l'épithélium pénètre sous forme de replis à l'intérieur de la glande pour y déterminer des cloisons dont les parois portent des follicules oavriques. Enfin, **Leydig**[7] distingue dans la couche épithéliale de l'ovaire deux sortes de cellules : des germes ovulaires ou ovules primitifs (Ureier), et des éléments matriciels (Matrixelemente).

1. V. Carus, Ueber die Entwicklung des Spinneneies. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. II, p. 97, 1850.
2. Von Wittich, Die Entstehung des Arachniden-Eies im Eierstock. *Müller's Archiv*, t. III, p. 112, 1849.
3. H. Ludwig, Ueber die Eibildung im Thierreich, p. 118, 1874.
4. Dr Bertkau, Ueber den Generationsapparat der Araneiden. *Archiv f. Naturgeschichte*, 41. Jahrg., I. Bd., 1875.
5. W. Schimkewitsch, Étude sur l'anatomie de l'Épéire. *Ann. des Sc. nat. Zool.*, t. XVIII, art. n° 1, 1884.
6. C. Vogt et E. Yung, Traité d'anatomie comparée pratique, 15e livraison (publiée en 1889), p. 251.
7. Leydig, Beiträge z. Kenntniss des Thiereies im unbefruchteten Zustande. Spengel's *Zool. Jahrbüch.*, *Ablh. f. Anat. u. Ontog.*, t. III, p. 302, 1889.

Les ovules primitifs ne sont pas localisés dans une région déterminée, mais se développent sur toute la surface de l'ovaire.

De mon côté, j'ai donné dans un travail récent[1] quelques détails sur la constitution de l'ovaire jeune de la Tégénaire domestique au début de l'ovogenèse.

Chez la jeune Tégénaire, l'ovaire est constitué par un sac simple, encore dépourvu des cloisons intérieures qu'il présente chez l'individu adulte; l'épithélium qui forme son revêtement intérieur se compose d'une seule rangée de cellules fort inégalement développées dans les différentes régions du sac ovarique : longues et cylindriques sur les parties dorsale et latérale; plus basses, passant graduellement au type pavimenteux dans la partie inférieure ou ventrale de l'ovaire. Malgré leur différence de taille et d'aspect, les cellules épithéliales constituent toutes des éléments homologues entre eux, car elles sont toutes susceptibles de se transformer en ovules aussi bien dans les régions à cellules hautes et cylindriques que dans celles à cellules basses et pavimenteuses. Cette transformation des cellules épithéliales en ovules et le développement de ceux-ci dans les follicules ovariques ont d'abord été sommairement décrits par **H. Ludwig**, puis par **Bertkau** ; j'ai moi-même exposé ces faits avec plus de détail dans le travail mentionné plus haut et auquel je me contente de renvoyer, les phénomènes propres de l'ovogenèse chez les Aranéides ne devant pas nous occuper ici[2]. Je laisse donc de côté cette question pour

1. Balbiani, Centrosome et « Dotterkern ». *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, t. XXIX, p. 145, 1893.

2. La conception de la transformation directe des cellules épithéliales de l'ovaire en ovules, chez les Aranéides, devra vraisemblablement être modifiée et mise en rapport avec les faits observés chez les Insectes et les Arachnides elles-mêmes. J'ai déjà rappelé plus haut les observations de **Heymons** sur les Insectes, observations montrant que les cellules sexuelles se forment comme des éléments autonomes à une époque plus ou moins précoce du développement embryonnaire, tandis que les cellules folliculaires sont de provenance mésodermique. Les recherches de **Faussek** chez les Phalangides (Études sur le développement et l'anatomie des Phalangides, 1891) (en russe); Zur Anatomie u. Embryologie der Phalangiden. *Biolog. Centralblatt*, t. XII, 1892), celles de Brauer sur le Scorpion (Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. LIX, 1895), démontrent qu'il en est de même chez ces Arachnides. Il y a donc tout lieu de croire que la même loi se vérifiera aussi pour les Aranéides, lorsque celles-ci auront été l'objet de recherches plus attentives au point de vue que nous signalons ici.

examiner un point de la physiologie de l'ovaire sur lequel on ne trouve aucun renseignement dans les auteurs : c'est celui de savoir ce que deviennent les cellules épithéliales de l'ovaire qui ne se sont pas transformées en ovules. J'ai étudié cette question chez deux espèces : *Epeira diadema* et *Meta segmentata*.

Lorsque, chez une femelle d'*Epeira diadema* dont l'abdomen est distendu par la masse des œufs plus ou moins mûrs, on extrait l'ovaire, qu'on y pratique des coupes après l'avoir convenablement durci[1], l'examen de ces coupes permet d'observer les faits suivants.

A cette période de la vie, l'ovaire ne constitue plus un sac simple comme chez la jeune Araignée, mais forme une poche volumineuse dont les parois présentent des replis diversement contournés qui s'avancent plus ou moins loin dans son intérieur en simulant un cloisonnement incomplet de l'organe. Il en résulte que sur les coupes on n'observe que des fragments de l'ovaire ayant la forme de culs-de-sac plus ou moins irréguliers, à la surface externe desquels sont fixés les follicules contenant les œufs en voie de développement (fig. 1). A l'intérieur des coupes, il est facile de voir l'épithélium entourant des amas granuleux, à contours irréguliers, déchiquetés, paraissant comme un nuage grisâtre dans la cavité de l'ovaire. Nous reviendrons plus loin sur la nature de ces amas, décrivons d'abord les caractères que présente l'épithélium ovarique.

L'aspect de cet épithélium n'est plus le même que chez la jeune Araignée. Au lieu d'être formé d'une rangée de cellules épithéliales simples, serrées les unes à côté des autres, comme chez celle-ci, l'épithélium de l'ovaire adulte présente une disposition fasciculée des plus remarquables (fig. 1, *ep*). Chaque fascicule représente une sorte de bouquet de cellules allongées, réunies par leur extrémité fixée effilée, et divergeant par leur partie libre élargie (fig. 2). Dans plusieurs régions de l'épithélium, ces groupes cellulaires atteignent jusqu'à une hauteur de $0^{mm},09$. Ils présentent à leur base un écartement variable

1. Dans le mélange chromo-osmo-acétique ou la solution de sublimé.

dans lequel s'élèvent des cellules isolées ou des groupes plus petits de cellules épithéliales semblables (fig. 2 et 3).

Cette disposition fasciculée de l'épithélium de l'ovaire de l'Epéire n'est pas sans analogie avec celle que j'ai fait connaître dans l'épithélium de l'intestin moyen des Cryptops [1]; elle rappelle aussi celle décrite par Miall dans certaines régions de l'estomac de la larve d'une Tipulide, le *Dicranota bimaculata* [2].

Une question qui ne manque pas d'intérêt, mais que mes observations ne m'ont pas encore permis de trancher, est celle de savoir comment l'épithélium simple de l'ovaire de la petite Araignée se transforme dans l'épithélium fasciculé de l'Araignée adulte. J'ai montré par quel processus cette transformation avait lieu dans l'intestin moyen des Cryptops, processus consistant en ce que chaque cellule épithéliale, primitivement simple, se transforme, d'abord par la multiplication de son noyau, puis par la segmentation du protoplasma autour des noyaux filles, en une famille cellulaire formée d'éléments incomplètement séparés et offrant par leur ensemble la forme d'un faisceau. Cette transformation est facile à suivre dans l'intestin des Cryptops, dont les cellules sont dans un état de régénération incessante permettant par conséquent d'en observer toutes les phases. Dans l'ovaire des Araignées, où il se fait, ainsi que nous le verrons, une destruction des cellules épithéliales après chaque ponte, leur régénération n'a probablement lieu qu'à certaines époques déterminées et plusieurs fois dans le cours d'une même année, certaines espèces, telles que l'Araignée domestique par exemple, faisant trois ou quatre pontes par an.

Le foyer de régénération des cellules épithéliales de l'ovaire est vraisemblablement placé à la base de l'épithélium, où l'on observe, comme dans l'intestin des Cryptops, de nombreux noyaux aplatis, plongés dans une couche mince de substance granuleuse, analogue à celle que j'ai décrite sous le nom de *couche germinative* chez ces Myriapodes (fig. 2 et 3). Chaque fas-

1. Balbiani. Études anatomiques et histologiques sur le tube digestif des Cryptops. *Arch. de Zool. expér. et gén.*, 2e série, t. VIII. p. 1, 1890.
2. L.-C. Miall, *Dicranota* a carnivorous Tipulid larva. *Trans. Ent. Soc. Lond.*, 1893. — Part III, p. 235.

cicule figure une sorte de girandole de petites cellules partant en divergeant d'une tige ou axe central formé par leurs extrémités périphériques soudées. Les cellules sont insérées à toutes les hauteurs de cet axe commun depuis la base jusqu'au sommet, les plus élevées étant en général les plus grandes et placées à peu près au même niveau. La tige centrale se fixe par un élargissement périphérique sur la tunique propre de l'épithélium. Il est facile de comprendre cette disposition des cellules épithéliales, si l'on admet, comme nous l'avons supposé plus haut, qu'elles représentent un groupe de cellules filles incomplètement séparées, résultant de la multiplication d'une cellule mère primitive simple.

Cette structure de l'épithélium ovarique existe dans toute l'étendue de cette couche, aussi bien au niveau des follicules que dans leurs intervalles (fig. 1, *ep*). Je n'ai pas observé de formes de passage entre les cellules épithéliales qui tapissent la face interne de l'ovaire et celles placées dans le pédoncule des follicules. Celles-ci sont de longues cellules pyramidales, disposées en rayonnant de la paroi du follicule, à laquelle elles s'appliquent par leur base, vers le centre du pédoncule où elles se réunissent par leurs sommets. Cette disposition radiaire des cellules intrapédonculaires se voit très nettement sur les coupes transversales des pédoncules. Elles forment à l'intérieur de ceux-ci une couche entièrement distincte de l'épithélium de l'ovaire. Née par une sorte de hernie de cet épithélium, au moment où le jeune follicule commence à se former, elle est repoussée de plus en plus vers l'extérieur de l'ovaire et reste étrangère aux modifications qu'éprouvent les cellules demeurées en place.

Cette différence morphologique entre les cellules folliculaires et les cellules ovariques proprement dites se manifeste aussi au point de vue physiologique. Quelques auteurs, tels que **V. Carus** et **Bertkau**, donnent pour rôle aux cellules folliculaires de sécréter le vitellus de nutrition, et **Bertkau** les assimile même sous ce rapport aux cellules vitellogènes des Insectes. Quant aux cellules ovariques, elles sont le siège d'une sécrétion toute spéciale dont il sera bientôt question.

Après que l'œuf a abandonné le follicule, dans lequel il avait grossi et mûri, pour passer dans la cavité de l'ovaire, les cellules pédonculaires produisent par prolifération un tissu qui remplit la cavité du follicule et le transforment en une sorte de corps jaune qui s'atrophie par la suite.

Bien différents sont les phénomènes qui s'accomplissent dans l'épithélium de l'ovaire, mais avant de les décrire nous devons d'abord signaler d'autres éléments qu'on rencontre avec les œufs mûrs dans l'intérieur de cet organe chez l'Épéire, et qui doivent être considérés aussi comme les produits de son activité physiologique.

En décrivant plus haut les coupes transparentes qu'on obtient sur l'ovaire durci de l'Epéire, nous avons mentionné les amas granuleux grisâtres qu'on observe, sur un grand nombre de ces coupes, dans les cavités circonscrites par les cellules épithéliales. D'autres amas semblables, plus petits, forment des traînées irrégulières dans divers points de ces mêmes cavités, à la surface de l'épithélium ou même dans les interstices des fascicules cellulaires. A un fort grossissement, ces masses se montrent entièrement composées de petits globules réguliers, homogènes et réfringents, inégaux (fig. 1 et 2, *g*). Sur les préparations fixées par le sublimé, ils sont complètement incolores, tandis que sur celles traitées par le liquide chromo-osmo-acétique de Flemming ils ont pris une légère teinte jaune grisâtre. Sur les préparations traitées par la safranine et dans lesquelles l'épithélium a pris une coloration rouge plus ou moins intense, les globules restent incolores ou ne présentent que la teinte brunâtre due au liquide de Flemming. Leur taille varie de $0^{mm},002$ à $0^{mm},003$; quelques-uns, exceptionnellement gros, vont jusqu'à $0^{mm},005$ et même $0^{mm},007$. En raison de leur petitesse, il est difficile de se faire une idée exacte de leur structure intime : ils m'ont paru complètement homogènes chez l'Epéire, mais en étudiant ces corpuscules chez d'autres espèces, plus favorables à cette étude, nous verrons qu'ils présentent une structure assez compliquée; c'est aussi chez ces espèces que nous tâcherons de nous faire une idée de leur composition chimique.

Je dois enfin mentionner une particularité que m'ont pré-

sentée quelques-uns de ces petits corps chez l'Epéire, mais que j'ai observée bien plus fréquemment chez d'autres espèces : c'est une sorte de segmentation assez régulière en deux ou un plus grand nombre de fragments (fig. 7, *A*), phénomène sur lequel je reviendrai avec plus de détail chez *Meta*.

La présence de ces petits corps dans l'intérieur de l'ovaire, où ils sont mêlés aux œufs mûrs, laisse déjà présumer qu'ils prennent naissance dans cet organe, et spécialement dans les cellules épithéliales qui tapissent ses cavités intérieures. Cette présomption est pleinement confirmée par un examen attentif de ces cellules. Bien que je n'aie pas réussi à observer toutes les phases de leur formation, j'ai constaté des faits qui ne peuvent laisser de doute sur l'origine intraépithéliale de ces petits corps.

Si l'on examine attentivement et à l'aide de forts grossissements les cellules épithéliales, on constate dans beaucoup de régions de l'ovaire les particularités suivantes. Les cellules réunies pour former les fascicules que nous avons décrits paraissent tronquées transversalement ou obliquement à leur extrémité tournée vers l'intérieur de l'ovaire; elles semblent comme ouvertes en ce point par la destruction de leur extrémité libre, et se terminent alors par un bord plus ou moins irrégulier, parfois comme déchiqueté (fig. 2 et 3). Dans un grand nombre d'entre elles, ce bord se prolonge en une membrane très transparente, difficile à apercevoir, car elle demeure incolore, tandis que tout le reste de la cellule est vivement coloré en rouge par la safranine. Cette bordure membraneuse est probablement formée par une partie persistante de la membrane d'enveloppe, qui s'est détruite au sommet de la cellule. Dans son ensemble, la cellule présente alors la forme d'un cornet ouvert et vide à sa partie antérieure, tandis que la partie postérieure est remplie par le protoplasma et le noyau, placé généralement à une petite distance au-dessous du bord tronqué. Dans plusieurs cellules, l'espèce de petite corbeille membraneuse que forme ce bord contient un amas de petits globules semblables à ceux renfermés dans la cavité de l'ovaire. D'autres globules de même nature sont répandus à la surface des cellules épithéliales ou pénètrent dans

les interstices qui les séparent jusqu'au voisinage de leur insertion sur la tunique propre de l'ovaire.

Il est facile de reconnaître à ces apparences qu'un travail de sécrétion est en train de s'accomplir dans ces cellules, et que ce travail consiste en une élaboration de petits globules au sein de leur protoplasma, peut-être même en une transformation totale du protoplasma en globules. A la production de ces globules le protoplasma paraît s'user progressivement d'avant en arrière, car si, dans certaines régions de l'épithélium, les fascicules cellulaires présentent encore presque toute leur hauteur, dans d'autres régions, ils sont beaucoup plus courts et comme rongés à leur extrémité libre. Ce processus présente par conséquent une grande analogie avec celui des cellules glandulaires où le travail de sécrétion s'accompagne de la destruction de la cellule, et nécessite par conséquent la régénération de l'élément glandulaire pour l'entretien de la sécrétion. Le renouvellement de l'épithélium ovarique a-t-il lieu dans une seule et même période de reproduction, au fur et à mesure que les cellules anciennes se détruisent, ou seulement à chaque nouvelle époque de reproduction pour les espèces d'Araignées qui pondent plusieurs fois dans le cours d'une même année, comme l'Araignée domestique par exemple, c'est ce que je ne saurais dire, mais pour l'Epéire diadème, qui ne fait qu'une seule ponte dans l'année (en automne), et meurt peu de temps après, cette régénération de l'épithélium n'a probablement pas lieu comme pour les espèces à pontes successives plus ou moins nombreuses.

A mesure qu'ils se forment dans les cellules épithéliales, les globules deviennent libres et s'accumulent, sans jamais se fusionner ensemble, dans les cavités de l'ovaire, où ils remplissent les intervalles que les œufs laissent entre eux. Nous verrons plus loin les rapports qu'ils contractent avec les œufs auxquels ils se trouvent ainsi associés dans l'intérieur de l'ovaire.

L'Épéire diadème n'est pas la seule espèce où nous ayons observé les transformations de l'épithélium ovarique et le processus de sécrétion globulaire dont il est le siège au cours de l'ovogenèse. Une autre espèce d'Aranéide, beaucoup plus avan-

tageuse, à plusieurs égards, que la précédente pour l'étude de ces phénomènes, est la *Meta segmentata*, petite espèce d'Épéiride, commune dans les bois des environs de Paris, en automne, époque de sa reproduction. Les coupes de l'ovaire, traitées de la même façon que chez l'Épéire diadème, montrent aussi un épithélium fortement hypertrophié comparativement à l'aspect que cette couche présente dans le jeune âge. Cet épithélium hypertrophié présente la même disposition fasciculée des cellules que chez l'Épéire, et cette fasciculation résulte du même mode de multiplication des cellules épithéliales qui a lieu chez cette dernière (fig. 8 et 9, *ep*). Mais, en beaucoup d'endroits, les cellules, tout en s'allongeant beaucoup vers l'intérieur de la cavité de l'ovaire, restent simples ou ne forment que des fascicules peu fournis; sur d'autres points enfin, les cellules restent serrées les unes à côté des autres à la manière d'un épithélium cylindrique ordinaire, comme dans le jeune âge (ep^1); leur noyau est sphérique ou subovalaire, tandis que dans les cellules fasciculées, le noyau est un ovale allongé, placé dans la partie élargie de la cellule.

Ces variations d'aspect de l'épithélium, qu'on observe fréquemment sur une même coupe de l'ovaire (fig. 8), ne représentent peut-être que des stades d'évolution différents de l'épithélium, en rapport avec les diverses phases de l'activité fonctionnelle de ces éléments. Leur rôle consiste aussi dans la production de petits corps globulaires, comme ceux que nous avons décrits chez l'Épéire. On observe en effet un grand nombre de ces corps à la surface de l'épithélium ou dans les intervalles des bases par lesquelles les cellules épithéliales se fixent à la paroi de l'ovaire. Ces globules atteignent chez *Meta segmentata* des dimensions plus considérables que chez l'Épéire, et ils ont, comme ces derniers, une forme presque toujours régulièrement sphérique. On observe aussi parmi eux une grande inégalité de taille : la plupart mesurent de $0^{mm},007$ à $0^{mm},008$, tandis que les plus petits n'ont que $0^{mm},004$, et que les plus gros atteignent jusqu'à $0^{mm},015$ et même $0^{mm},017$. Avant de parler du mode de production de ces éléments dans l'ovaire, décrivons d'abord les autres particularités qu'ils présentent sur les coupes.

On les y voit tantôt isolés et épars, tantôt rassemblés en grand nombre et serrés les uns à côté des autres de manière à former des amas irréguliers plus ou moins étendus. Ils ont un contour net et bien accentué, ne s'agglutinent jamais et se fusionnent encore moins entre eux, ce qui indique qu'ils sont formés par une substance dense et compacte, sans aucune viscosité; leur aspect est fortement réfringent, incolore, sauf sur les coupes durcies par le liquide de Flemming, où ils prennent une teinte brunâtre claire. La safranine qui a servi à la coloration de la coupe les laisse complètement incolores. Un grand nombre paraissent homogènes, ne laissent apercevoir aucun détail de structure extérieur ou intérieur, mais d'autres présentent des détails d'organisation variables, qui indiquent une assez grande complexité de structure de ces petits corps (fig. 8, 9, 10, 11, 12). Les uns paraissent divisés par un sillon médian en deux moitiés égales; d'autres sont comme partagés en trois ou quatre segments triangulaires, plus ou moins égaux ou inégaux, par des sillons dirigés du centre vers la périphérie. Cet aspect les fait ressembler assez bien à des petits œufs en voie de segmentation, mais, bien entendu, il ne peut être question ici d'aucune assimilation de nos petits corps à des œufs, tous les autres caractères éloignant l'idée d'un pareil rapprochement. En apercevant d'abord sur mes coupes d'ovaire ces globules à surface sillonnée, je m'étais demandé si ces sillons pénétraient à une certaine profondeur dans leur intérieur ou les divisait même de part en part en plusieurs segments distincts, mais intimement rapprochés. J'eus bientôt la réponse à cette question en découvrant des globules qui étaient divisés en deux ou un plus grand nombre de segments complètement séparés et plus ou moins écartés les uns des autres, tout en conservant leur position relative avant leur séparation. J'observai aussi parmi les corpuscules intacts ou segmentés un grand nombre de fragments isolés en forme d'hémisphères, de croissants ou de segments de sphère, résultant du clivage en divers sens des globules (fig. 11 et 12). Ces fragments isolés s'observent rarement à l'état frais des globules, mais surtout après l'action des réactifs qui ont servi au durcissement de l'ovaire.

Ce ne sont pas là les seuls résultats que fournit l'étude des globules sur les coupes; cette étude permet de constater encore d'autres particularités de structure. Chez un grand nombre de ces sphérules on aperçoit à leur intérieur un corpuscule coloré en rouge intense par la safranine (fig. 9, 11, 12). Ce corpuscule est toujours situé au centre du globule lorsque ses segments sont restés en place (fig. 12, *a*, *b*, *c*), ou au milieu de l'espace qui correspondait à ce centre avant que les segments se fussent écartés entre eux (*d*, *e*). La forme et le volume de ce corpuscule central présentent de nombreuses variations : souvent il est constitué par un simple granule solide, de forme sphérique ou ovalaire (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *l*); d'autres fois, il affecte celle d'une vésicule arrondie ou en forme d'étoile à trois ou quatre branches (*g*, *h*, *i*, *n*, *p*, *q*, *r*); d'autres fois enfin, il paraît comme hypertrophié avec un contour hérissé de petits angles ou de petites dents (*f*, *s*). Quand il s'offre sous l'aspect d'étoile à trois ou quatre branches, celles-ci s'insinuent entre les segments plus ou moins rapprochés ou écartés du globule (*n*, *p*, *q*, *r*). Dans quelques cas assez rares (*o*), le corpuscule central était allongé et étranglé en son milieu comme un noyau qui se divise par amitose, et pénétrait par ses extrémités renflées dans les deux hémisphères en lesquels le globule s'était partagé.

En décrivant plus loin le mode de formation des globules, je reviendrai sur ce corpuscule central et ferai connaître ma manière de voir sur sa nature et sa signification.

Pour terminer ce qui se rapporte à la structure des globules intraovariques, il me reste à mentionner une sorte de membrane d'enveloppe que m'ont présentée quelques-uns d'entre eux, les plus grands comme les plus petits. Elle est mince et se colore fortement en rouge par la safranine (fig. 12, *a*, *b*); elle est, par conséquent, avec le corpuscule central, la seule partie du globule qui attire cette matière colorante. Au moment de la division du globule en plusieurs segments, comme nous l'avons décrit, cette membrane se rompt elle-même au niveau des lignes de division, et chaque fragment reste revêtu de la portion de membrane qui le recouvrait sur le globule intact (*c*, *d*, *m*, *o*, *p*, *q*, *r*, *s*), mais elle doit s'en détacher facilement,

car un grand nombre de segments en sont dépourvus (*e*, *f*, *g*, *h*, *i*, *k*, *l*, *n*).

Bien que les globules intraovariques de *Meta* diffèrent par leur structure complexe des petits éléments globulaires que nous avons décrits dans l'ovaire de l'Épéire diadème, on ne saurait méconnaître leur homologie avec ces derniers. Cette homologie ressort de la ressemblance de leurs caractères physiques, de leur rapport avec l'épithélium de l'ovaire, et aussi, comme nous le verrons, de leur mode de formation. Ils sont, comme chez l'Épéire, un produit de sécrétion de l'épithélium ovarique, mais le processus de leur formation est plus compliqué que chez cette dernière espèce. Avant de le décrire, nous devons d'abord étudier de plus près la structure des cellules de l'épithélium ovarique chez *Meta*.

Ces cellules se présentent, ainsi qu'il a été dit plus haut, à la paroi interne de l'ovaire, tantôt sous la forme de hautes cellules cylindriques simples, tantôt sous celle de longs fascicules de cellules fusiformes, réunies sur un axe commun (fig. 9). Elles renferment, dans un protoplasma finement granuleux, un noyau ovalaire d'une structure particulière (fig. 9, *n*). En outre du contenu granuleux, on y aperçoit un petit corpuscule sphérique homogène, représentant sans doute un nucléole. Ce corpuscule est presque toujours placé au centre d'une vacuole claire, qui le sépare du reste du contenu du noyau.

Autant que mes observations m'ont permis de le reconnaître, il ne se forme qu'un seul globule à l'intérieur de chaque cellule épithéliale. La formation de ce globule débute par une condensation du protoplasma cellulaire (ou peut-être par la sécrétion intraprotoplasmique d'une substance homogène) autour du noyau. La partie périphérique granuleuse du noyau disparaît ou est englobée dans la masse homogène, à l'intérieur de laquelle on aperçoit le nucléole avec la zone claire qui l'entoure. La masse continue à se condenser, prend une forme globuleuse et les parties intérieures cessent d'être visibles. C'est à ce moment que se produit le singulier phénomène de clivage du globule en deux ou un plus grand nombre de segments, qui restent rapprochés les uns des autres et ne s'accusent que par les

sillons visibles à la surface de beaucoup de globules, tandis que sur d'autres les segments s'écartent entre eux et laissent à nu le nucléole ou corpuscule central, qui se présente alors avec les variations d'aspect décrites plus haut[1]. Il s'est d'abord gonflé à l'intérieur du globule, puis transformé dans un grand nombre en une vésicule sphérique, à contour lisse ou denticulé, ou en un corps étoilé à plusieurs branches, comme je l'ai décrit précédemment. La vacuole claire dans laquelle le nucléole était d'abord placé a disparu, mais a sans doute déterminé la formation d'une petite loge, qui isole le corpuscule central de la substance ambiante du globule et dans laquelle il est librement placé, ce qui explique sa sortie facile lorsque les segments du globule se sont écartés les uns des autres.

Les cellules épithéliales s'usent ainsi graduellement dans la formation de ces globules. Cette usure ayant lieu d'une manière très inégale dans les différentes régions de l'épithélium, il en résulte que celui-ci présente un aspect très irrégulier, montrant, ici, des fascicules cellulaires encore bien conservés, là, des cellules basses, inégales, comme rongées par places presque jusqu'au ras de la tunique propre. Peut-être leur protoplasma subit-il aussi une sorte de désagrégation dans la partie profonde des cellules, car on voit dans ces régions des granulations ou des petites masses réfringentes, irrégulières, plus ou moins volumineuses mêlées aux globules de sécrétion (fig. 11); les cellules elles-mêmes ne paraissent plus distinctes à leur base, mais confondues en une couche commune dans laquelle on aperçoit par places quelques noyaux disséminés. Cet épithélium désorganisé de même que les fragments qui en proviennent se colorent fortement par la safranine (fig. 11). Sur certains points enfin où l'épithélium a presque complètement disparu, on n'aperçoit plus, comme des tiges dressées et desséchées, que les extrémités par lesquelles les fascicules épithéliaux s'implantent à l'état normal dans la couche plasmique à noyaux, qui tapisse la face interne de la tunique propre de l'ovaire.

1. Cette division s'observe surtout sur les coupes d'ovaires durcis, plus rarement sur les globules frais, qui montrent simplement les sillons superficiels accusant leur division. Les réactifs favorisent par conséquent la séparation des segments les uns des autres, sans être la cause déterminante de la segmentation.

En raison de l'extrême abondance des globules dans les cavités de l'ovaire, même avant l'époque où les premiers œufs mûrs aient passé, des follicules où ils se sont développés, dans ces cavités, il faut admettre que de nouvelles cellules épithéliales se forment à mesure que les cellules anciennes s'usent dans la production des globules, pour fournir à une nouvelle sécrétion globulaire. On trouve en effet dans une seule et même région de cette couche des portions où la sécrétion est encore en pleine activité à côté d'autres, formées de hautes cellules cylindriques simples, enfouies sous des amas de globules, et qui paraissent manifestement provenir d'une régénération récente de ces régions de l'épithélium (fig. 8 et 9).

Avant de poursuivre l'étude des petits éléments globulaires de l'appareil femelle des Araignées, je dois d'abord m'étendre sur leurs lieux de production dans cet appareil. Jusqu'ici je n'ai parlé que de l'ovaire comme du lieu où ils se forment; c'est en effet dans cet organe qu'on les observe en plus grand nombre et avec la taille la plus considérable, surtout chez *Meta*. Mais on en rencontre aussi d'abondantes quantités dans les oviductes et l'utérus, où ils forment une couche plus ou moins épaisse à la surface de l'épithélium de ces parties (fig. 4, *od*, *od'*, *u*; fig. 5 et 6). Cet épithélium présente d'ailleurs des caractères semblables à ceux de l'épithélium de l'ovaire chez la femelle adulte, c'est-à-dire est formé, suivant les régions, de cellules cylindriques simples ou de cellules réunies en fascicules ou bouquets épithéliaux, comme ceux que j'ai décrits plus haut (fig. 7). De même que dans l'ovaire, c'est surtout dans ces dernières cellules que paraît s'accomplir la sécrétion globulaire, tandis que les cellules isolées paraissent représenter soit des éléments régénératifs, soit des cellules épuisées par la sécrétion. Il suffit de comparer notre figure 7, représentant un fragment de l'épithélium de l'utérus d'une grosse femelle d'Epéire, avec la figure 2 montrant à un grossissement identique ces mêmes cellules dans l'ovaire, pour être frappé de la ressemblance que ces figures présentent entre elles. A un grossissement plus faible, la figure 6 montre une coupe longitudinale de la totalité de l'utérus *u*, et l'on peut constater aussi sur cette coupe que toute la paroi supérieure de

l'utérus est tapissée de cellules cylindriques courtes et simples, tandis que la paroi inférieure est tout entière revêtue de longs fascicules cellulaires proéminant presque jusqu'au milieu de la cavité utérine. Sur les deux parois, une couche de globules, plus ou moins épaisse, suivant la région, recouvre l'épithélium et se prolonge de chaque côté dans l'oviducte correspondant, *od* et *od'*. Dans ces oviductes eux-mêmes, l'épithélium présente un grand nombre de replis, surtout au côté interne de ces conduits (fig. 4, *od*, *od'*) ; à leur surface interne s'élèvent en outre de nombreuses saillies en forme de crêtes diversement configurées et enchevêtrées, toutes couvertes de la sécrétion globulaire des cellules épithéliales. Notre figure 5 montre sous un plus fort grossissement la partie postérieure de l'oviducte droit *od'*, où il présente un renflement avant de déboucher dans l'utérus *u*. La constitution des cellules épithéliales dans les oviductes est d'ailleurs la même que dans l'ovaire et l'utérus, et partout l'épithélium est couvert d'une couche épaisse de globules comme dans ces derniers organes.

Il résulte de la description qui précède que toute la partie interne de l'appareil femelle de l'Epéire, depuis l'ovaire jusqu'à l'utérus, peut être envisagée comme une vaste surface glandulaire où se fait une abondante sécrétion sous la forme de petits globules indépendants et libres, qui remplissent la cavité de cet appareil et se mêlent aux œufs à l'époque où ceux-ci pénètrent dans cette cavité avant d'être expulsés au dehors par la ponte. Il en est de même dans les espèces du genre *Meta*, et probablement aussi dans un grand nombre d'autres types d'Aranéides.

C'est également à cette catégorie qu'appartient une troisième espèce où j'ai pu faire une étude attentive des petits éléments dont il sagit : c'est le *Chiracanthium* (*Clubiona*) *lapidicolens* E. Simon. Mais à l'époque de l'année où je les observais (octobre), toutes les femelles avaient déjà fait leurs pontes, et je n'ai pu examiner ces éléments que sur le dépôt qu'ils forment à la surface des œufs pondus renfermés dans le cocon. C'est en effet avec les œufs, comme nous venons de le dire, et que nous le décrirons encore plus loin, que les corpuscules sont évacués à

l'extérieur. Ils forment alors à leur surface une sorte de croûte granuleuse, adhérente à la membrane externe ou chorion (fig. 14, pl. II), et c'est dans ces conditions qu'ils ont été observés pour la première fois par divers auteurs, qui n'en ont pas toujours bien compris la signification, comme nous le verrons plus loin.

C'est aussi dans le dépôt qu'ils forment à l'extérieur des œufs que je les ai étudiés chez le *Chiracanthium*, où j'ai essayé en outre de me faire une idée de leur composition chimique.

Les corpuscules du *Chiracanthium* tiennent le milieu pour la grosseur entre ceux de l'Epéire diadème et ceux de *Meta segmentata* (fig. 15, pl. II). Ils présentent entre eux la même inégalité que chez cette dernière espèce. Leur diamètre varie de $0^{mm},009$ à $0^{mm},013$, et peut atteindre $0^{mm},016$ chez les plus volumineux. Observés à l'état frais, ils sont fortement colorés en jaune brun, teinte qu'ils communiquent aux œufs vus à l'œil nu ou sous un faible grossissement (fig. 14); leur aspect est homogène et très réfringent, surtout à l'état sec. Quelques-uns présentent une division en deux moitiés par un sillon médian, qui les traverse d'un bord à l'autre, mais les deux moitiés restent intimement accolées, et ne se séparent complètement ou dans une étendue variable que sous l'influence d'une pression plus ou moins forte exercée par l'intermédiaire de la lamelle de verre mince qui recouvre la préparation[1]. Je n'ai observé que rarement par ce procédé la séparation des globules en trois ou quatre segments, comme je l'ai décrit chez *Meta*, mais cette séparation s'observe assez souvent après le traitement des globules par l'éther et d'autres réactifs, comme il sera dit plus loin. Au centre de chaque globule on aperçoit un point clair très petit, une sorte d'ombilic, qui paraît incolore au milieu de la substance jaune brun du globule. Ce point central clair paraît correspondre par sa situation à une sorte de noyau intérieur qu'on rend bien visible par un procédé que nous décrirons plus loin. La substance du globule est consistante et solide, et résiste

1. Pour faire cette préparation, il suffit de dilacérer la membrane de l'œuf à l'aide des aiguilles dans une goutte d'eau, et de la recouvrir d'une lamelle de verre mince.

très bien à la dessiccation. Sur des œufs entièrement desséchés à l'air depuis plus de deux mois et fortement ratatinés, les globules offraient encore le même aspect qu'à l'état frais, et leur taille ainsi que leur coloration étaient restées aussi les mêmes. Cette observation avait déjà été faite par **von Wittich** sur les globules de l'œuf d'une espèce indéterminée d'Aranéide. **Von Wittich** a donné d'ailleurs une description très exacte des caractères physiques de ces corps. De ses recherches microchimiques il avait conclu qu'ils étaient formés d'une substance protéique combinée à une matière colorante chez beaucoup d'espèces. Dans une étude antérieure que j'avais faite de ces mêmes corps j'étais arrivé à une conclusion analogue [1]. Des recherches plus récentes m'ont permis de préciser davantage la nature de la substance qui les compose. Cette substance me paraît être, sinon identique, du moins très analogue à celle qui constitue la majeure partie de la soie, savoir la fibroïne. Les caractères physiques des globules, leur éclat, leur consistance, leur inaltérabilité à l'air et à l'eau, les teintes variées, jaune, rouge, brune, violette, qu'ils présentent chez un grand nombre d'Aranéides, et qui rappellent les diverses colorations naturelles de la soie des Lépidoptères et des cocons des Araignées elles-mêmes, constituent déjà un certain nombre de points de ressemblance avec cette dernière substance. Cette analogie résulte aussi du mécanisme histologique de la sécrétion des deux substances. L'une et l'autre prennent en effet naissance sous forme de corpuscules solides élaborés dans le protoplasma de cellules épithéliales, puis mis en liberté dans la cavité de l'organe sécréteur. Il y a seulement cette différence résultant de l'utilisation physiologique du produit sécrété que dans les glandes séricigènes ce produit se transforme en une masse filiforme qui constitue le cylindre central de fibroïne, ou le fil de soie proprement dit [2], tandis que dans l'Araignée le produit reste à l'état initial de globules isolés, qui se fixent à la surface des œufs et servent à les agglutiner dans le cocon.

1. Balbiani, Mémoire sur le développement des Aranéides. *Annales des sc. nat.*, t. XVIII, art. n° 1, 1873.

2. Louis Blanc, Étude sur la sécrétion de la soie et la structure du brin et de la bave dans le *Bombyx mori*, 1889, p. 22, pl. III.

Sans aller chercher des points de comparaison chez les Insectes, on peut chez les Aranéides elles-mêmes constater les analogies et les différences qui viennent d'être indiquées entre les deux sortes de sécrétion. Il suffit pour cela de jeter les yeux sur notre figure 13, qui représente un fragment de coupe d'une glande soyeuse de *Meta segmentata*. On voit au centre de la figure le cylindre central de fibroïne, et à la périphérie les cellules sécrétantes avec les granulations qui se sont formées dans leur intérieur. Dans l'intervalle qui sépare le cylindre central de la couche épithéliale se trouvent des granulations libres qui se fusionnent d'abord en granulations plus grosses avant d'aller s'incorporer au cylindre central de fibroïne. A l'exception de ce dernier stade de la sécrétion soyeuse, nous pouvons donc constater une ressemblance presque complète dans le processus sécrétoire de la fibroïne dans les glandes séricigènes et l'appareil femelle des Araignées. Cette ressemblance existe surtout chez l'Epéire diadème, où les globules de fibroïne de ce dernier appareil sont très petits et se forment en grand nombre dans une même cellule épithéliale, tandis que chez *Meta*, où ils sont plus gros, chaque cellule épithéliale ne produit qu'un seul globule.

Mais les arguments les plus décisifs pour établir que nos globules sont formés de fibroïne ou une substance voisine sont ceux qui résultent des caractères microchimiques de ces corps. Je laisse ici de côté les réactions qui prouvent qu'ils ne sont pas constitués par une matière grasse, telles que leur insolubilité dans l'éther, l'alcool et les autres dissolvants des graisses, le défaut de noircissement par l'acide osmique, etc., caractères déjà indiqués par **von Wittich**, et par moi-même. Je m'attacherai, au contraire, à montrer qu'ils présentent les réactions caractéristiques de la fibroïne des matières soyeuses, en passant en revue l'action des réactifs sur les globules. Les essais ont été faits sur les globules frais du *Chiracanthium lapidicolens*, dans lesquels la substance fondamentale est combinée à une matière colorante jaune. Nous examinerons successivement l'action des réactifs sur chacune de ces deux substances.

I. — *Action des réactifs sur la substance fondamentale des globules.*

Les *acides sulfurique, nitrique, chlorhydrique*, à l'état de concentration, dissolvent rapidement la substance fondamentale, même à froid. Dans la dissolution obtenue par l'acide chlorhydrique, une solution faible de potasse détermine un précipité finement granuleux.

L'*acide acétique cristallisable*, à l'état concentré, les gonfle et les pâlit au point de les rendre presque invisibles. A chaud, le gonflement et la décoloration deviennent plus complets. Après addition d'eau distillée, les globules réapparaissent, mais restent pâles et plus ou moins gonflés; la plupart montrent dans leur partie périphérique une légère indication de couches concentriques. La solution à 1/10 les décolore et les gonfle faiblement; à 1/100, l'action est nulle. Après un séjour de dix-sept heures dans la chambre humide, les premiers étaient complètement décolorés et légèrement gonflés, tandis que les seconds n'avaient subi aucun changement et présentaient la même coloration qu'à l'état frais.

Les solutions concentrées de potasse et de soude, employées à froid sur les globules, les gonflent fortement et les décolorent sans les dissoudre entièrement; la dissolution devient complète à chaud en faisant passer plusieurs fois le porte-objet au-dessus de la flamme de la lampe à alcool. Nous verrons plus tard le parti que l'on peut tirer de l'action de ces réactifs combinée avec celle des matières colorantes pour l'étude de quelques détails de structure intéressants de ces corpuscules. Les solutions étendues de ces alcalis, à 1-2 0/0, les décolorent rapidement et les pâlissent sans les dissoudre; à la longue, elles font apparaître à leur centre une petite tache nuageuse (nucléole?) et à la périphérie des stries concentriques comme après le traitement par l'acide acétique concentré.

En faisant agir les mêmes solutions sur les globules des œufs d'*Epeira diadema*, conservés pendant plusieurs mois à l'état sec, on observe qu'un grand nombre de ces globules prennent une

forme ovalaire et offrent de nombreuses stries parallèles, perpendiculaires au grand axe de l'ovale. Au premier abord, ces stries semblent indiquer une structure lamellaire des globules, rappelant celle des tablettes vitellines des œufs des Plagiostomes, mais il m'a semblé qu'elles siégeaient plutôt dans la membrane d'enveloppe des globules et indiquaient un plissement de cette membrane sous l'influence des réactifs.

L'*ammoniaque* ne dissout ni même ne gonfle les globules ; ce réactif y détermine seulement une légère décoloration après un contact prolongé, comme le fait d'ailleurs aussi l'eau pure. Cette action des deux liquides est moins prononcée sur les corpuscules frais que sur ceux qui ont été soumis depuis plusieurs semaines à la dessiccation.

La *solution d'iode iodurée* colore les globules en jaune sans produire leur gonflement.

L'*eau de Javel* à froid les décolore sans les gonfler, mais détermine un léger écartement des segments qui les composent sans les séparer complètement les uns des autres. A chaud, l'action n'est pas beaucoup plus intense qu'à froid.

La *solution de chlorure de zinc basique* les gonfle et les décolore à froid ; à chaud, la dissolution est complète.

La *liqueur de Schweizer* (solution cupro-ammoniacale) amène dans les globules des changements différents suivant que son action est rapide et brusque ou lente et graduelle. Lorsqu'elle agit lentement, les globules se gonflent et pâlissent, et montrent alors fréquemment des couches concentriques en nombre variable, qui augmentent de densité du centre vers la circonférence (fig. 20, A). La couche périphérique présente souvent une striation radiaire, comme si elle était divisée en petits fragments ; elle est aussi celle qui persiste le plus longtemps après que les couches intérieures ont disparu et que le globule a pris un aspect complètement homogène à son centre. Lorsque la liqueur de Schweizer arrive brusquement au contact des globules, ceux-ci se gonflent et pâlissent presque instantanément, au point qu'on ne distingue plus que leur contour externe formé par la membrane d'enveloppe, et à leur intérieur un cercle beaucoup plus petit constitué par le corpuscule central (fig. 20, B). La sub-

stance intermédiaire a complètement disparu, dissoute par le réactif. Après un contact plus prolongé de celui-ci, le corpuscule intérieur disparaît lui-même et laisse à nu un petit espace circulaire qu'il masquait et qui marque le point par lequel le globule adhère à la membrane de l'œuf. Sur la figure 20, C, on aperçoit, sur un fragment de membrane, quelques globules restés en place, dont chacun présente à son intérieur le petit cercle correspondant à son point d'attache à la membrane; on voit entre les globules des cercles semblables marquant la place des globules tombés. Sur le contour supérieur de la figure se trouvent quelques globules vus de côté et réduits à leur membrane plus ou moins affaissée et chiffonnée.

La réaction avec la liqueur de Schweizer doit être faite sous la lamelle couvre-objet pour empêcher l'évaporation de l'ammoniaque et la précipitation de l'oxyde de cuivre. On peut faire aussi les essais en renfermant les œufs intacts dans un petit tube bouché contenant quelques gouttes de liqueur de Schweizer. Au bout de dix minutes, tous les globules sont réduits à l'état de petites vésicules délicates, à paroi plissée et chiffonnée, formée par la membrane d'enveloppe du globule, seule partie qui résiste à l'action dissolvante du réactif avec, quelquefois, le corpuscule central devenu également vésiculeux.

Action de l'acétate de plomb. — Une solution à 10 0/0 de ce sel détermine d'abord une légère condensation de la substance des globules, qui a pour effet de la séparer de la membrane d'enveloppe et de rendre celle-ci visible, ainsi que **von Wittich** l'avait déjà remarqué. Après dix-huit heures de séjour dans la chambre humide, les globules sont devenus pâles et décolorés; quelques-uns montrent des couches concentriques à leur périphérie, et la membrane d'enveloppe est devenue plus apparente, loin d'être dissoute, comme le prétend **von Wittich**.

Action combinée des solutions alcalines et des matières colorantes. — Cette action est très intéressante en ce qu'elle révèle des détails de structure que les autres procédés employés n'avaient pas permis de reconnaître. Les réactifs colorants agissant seuls, tels que le vert de méthyle, le violet de gentiane, le bleu de méthylène, la safranine, etc., colorent d'une manière intense les

globules frais, mais lorsqu'on cherche ensuite à les décolorer par l'alcool, ils se décolorent entièrement, la matière colorante ne se fixant sur aucun détail de structure particulier, et le corpuscule central notamment restant tout aussi peu visible que dans les globules non traités. Après avoir essayé beaucoup de procédés pour obtenir une action élective du réactif colorant sur le corpuscule central, j'ai fini par y réussir en employant la méthode suivante, consistant à faire agir le colorant concurremment avec une forte solution de potasse ou de soude. A cet effet, je verse dans un verre de montre quelques gouttes d'une solution à 20 0/0 d'un de ces deux alcalis, et j'y ajoute une petite quantité de safranine ou de bleu de méthylène à l'état pulvérulent. Quoique assez peu soluble dans la solution alcaline, la matière colorante s'y dissout cependant assez pour colorer celle-ci en rouge ou en bleu pâle suivant le colorant employé. Quelques œufs sont alors immergés dans le liquide, où on les laisse séjourner de six à douze heures. Après ce temps, ils sont fortement colorés en bleu ou en rouge; ils sont alors retirés, lavés à l'eau distillée, puis placés pendant quelques minutes dans l'alcool absolu pour obtenir une décoloration partielle. Les œufs étant alors dilacérés dans quelques gouttes d'eau distillée, on examine les globules que cette manœuvre a détachés de la membrane d'enveloppe et ceux qui sont restés adhérents aux lambeaux de la membrane dilacérée. L'aspect des globules varie suivant l'énergie avec laquelle le réactif a agi sur eux (fig. 18 et 19). Chez tous, on voit la membrane d'enveloppe et le corpuscule central vivement colorés en rouge ou en bleu, mais chez les uns la substance même du globule interposée entre la membrane d'enveloppe et le corpuscule central a entièrement disparu, dissoute par la solution alcaline du mélange colorant (fig. 19), tandis que d'autres, où cette substance a été moins attaquée, montrent la disposition en couches concentriques que nous avons déjà signalée comme étant souvent produite par l'effet des réactifs sur la substance des globules (fig. 18). La couche la plus extérieure est généralement la plus large; elle paraît quelquefois, principalement sur les plus gros globules, comme fractionnée en petits segments radiaires, plus ou moins

égaux, séparés par de minces lignes claires; les couches internes, au nombre de 1 à 2, sont beaucoup plus étroites, ou manquent même dans un grand nombre de globules. Enfin, au centre de ceux-ci, on aperçoit un espace circulaire clair, au milieu duquel est placé le corpuscule central coloré, lequel ne manque dans aucun globule.

Une autre méthode non moins bonne, mais d'une exécution plus longue, pour obtenir une action élective de la matière colorante sur les globules des œufs pondus, consiste à microtomiser ceux-ci après les avoir durcis par le liquide de Flemming et colorés par la safranine. Les globules se montrent alors sous les mêmes aspects que nous avons décrits sur les coupes de l'ovaire chez *Meta segmentata* (fig. 9 et 11), c'est-à-dire fendus, pour la plupart, en 2, 3, rarement 4 segments, entourant un corpuscule central vivement coloré en rouge, la substance même du globule n'étant que faiblement colorée ou restée incolore (fig. 16 et 17). Sur ces mêmes préparations on peut reconnaître la manière dont les globules sont fixés à la surface de l'œuf. A la périphérie de la coupe, on aperçoit les deux membranes qui forment l'enveloppe de l'œuf, savoir la membrane interne ou chorion, épaisse de $0^{mm},004$ (fig. 16 et 17, *ch*), et la membrane externe ou exochorion (fig. 16 et 17, *ex*), beaucoup plus mince, d'environ $0^{mm},0007$. Ces deux membranes ne se colorent que faiblement par la safranine; la première est peu transparente et à structure fibrillaire, comme l'indiquent les stries très fines et serrées, concentriques et parallèles à la surface, qu'elle présente sur la coupe; la membrane externe ou exochorion est au contraire entièrement homogène et très transparente. C'est à la surface extérieure de celle-ci que sont fixés les petits éléments globulaires. Pour se rendre compte de leur mode de fixation, on peut examiner les coupes d'œufs durcis ou les lambeaux de membrane des œufs frais, dilacérée à l'aide des aiguilles : sur les premières (fig. 16 et 17), qui montrent les globules de côté, on constate que chaque globule est fixé sur une petite saillie de l'exochorion, qui ne forme qu'un relief à peine perceptible au-dessus de cette surface. Sur les lambeaux obtenus par dilacération, où les globules sont vus de face, les petites saillies

en question apparaissent, après que les globules sont tombés, comme de petits cercles rouges colorés par la safranine, dont la grandeur varie avec celle des globules avec lesquels ils étaient en rapport (fig. 19). Les globules n'adhèrent en effet que faiblement à la surface de l'œuf et s'en détachent facilement par les manœuvres de la préparation ; il en résulte que ceux restés en place sont presque toujours plus ou moins clairsemés et séparés par des espaces vides où l'on n'aperçoit que les petits cercles rouges laissés par les globules tombés.

La faible adhérence des globules à l'œuf peut être mise à profit pour en débarrasser complètement la surface de celui-ci, lorsqu'ils forment une couche assez épaisse pour gêner l'observation de l'œuf par transparence, ainsi que cela a lieu par exemple chez l'*Epeira diadema*. Il suffit pour cela de brosser un peu fortement l'œuf à l'aide d'un pinceau dans quelques gouttes d'eau ou mieux d'huile, qui augmente la transparence de la coque. Les globules, détachés par le frottement, peuvent être facilement recueillis pour être examinés à l'état d'isolement.

II. — *Action des réactifs sur la matière colorante des globules.*

La plupart des réactifs énumérés ci-avant, qu'ils aient ou non pour effet de dissoudre la substance des globules, la décolorent en s'attaquant à la matière colorante mêlée à cette substance. Les seuls parmi les réactifs essayés qui ne donnent pas lieu à cette décoloration sont l'acide acétique à 1 0/0, l'ammoniaque, qui ne détermine qu'une décoloration légère, surtout des globules qui sont restés longtemps à l'état sec, et l'acide osmique. Ajoutons à ces réactifs l'alcool absolu, qui, même après un contact de vingt-quatre heures, ne produit aucune décoloration, tandis que l'éther les décolore légèrement. J'ai mentionné enfin plus haut l'eau distillée, qui se trouve dans le même cas après un contact prolongé avec les globules. Ces dernières réactions constituent donc un caractère différentiel avec la matière colorante de la soie de *Bombyx mori*, laquelle, comme on sait, est

soluble dans l'alcool et l'éther, tandis qu'elle résiste d'une manière absolue à l'eau pure et à l'ammoniaque [1].

L'exposé qui vient d'être présenté des principales réactions des globules des Araignées me paraît justifier l'analogie que je croyais pouvoir établir plus haut entre la matière de ces globules et la soie des Bombycides. En effet plusieurs de ces réactions sont les mêmes que celles qui sont considérées comme les plus caractéristiques des substances soyeuses : telles sont leur insolubilité dans l'acide acétique, l'ammoniaque, les solutions étendues de potasse et de soude; leur solubilité dans le réactif de Schweizer, le chlorure de zinc basique et les acides minéraux concentrés. Ces réactions appartiennent plus spécialement à la fibroïne qui constitue la partie la plus importante de la soie, d'où il faut conclure que ce même principe ou un principe très analogue forme aussi la majeure partie, sinon la totalité, des globules des Aranéides, où elle est souvent mêlée à une matière colorante comme l'est la soie elle-même. Peut-être n'est-il pas impossible de retrouver aussi dans ces globules une partie comparable au *grès* lui-même du brin de soie, lequel, suivant quelques auteurs, n'est autre chose que de la fibroïne du brin modifiée dans ses couches superficielles par oxydation [2]. Nous avons vu en effet que les globules étaient différenciés dans leur partie périphérique en une mince couche que j'ai décrite comme une membrane d'enveloppe (fig. 12, *a*, *b*, *c*, etc.). Son aspect, sur une coupe optique du globule, rappelle beaucoup celui que présente la couche de grès à la surface du brin de soie. Cette couche n'est pas toujours épaisse et rugueuse dans toute la longueur du brin; elle se présente par places comme une membrane mince, lisse et unie, c'est-à-dire comme la couche corticale membraniforme des globules des Araignées. Elle ressemble en outre au grés en ce qu'elle n'a pas la même compo-

1. D'après M. **Louis Blanc**, la matière colorante de la soie proviendrait du sang de l'animal, où elle serait fabriquée de toute pièce, et traverserait par endosmose la paroi du tube sécréteur pour venir se mêler au grès et à la fibroïne (*Compte rendu du laboratoire d'étude de la soie*, Lyon, 1877). Mes observations sur les Araignées ne me permettent de faire aucune hypothèse sur l'origine de la matière colorante des globules de fibroïne de ces animaux.

2. Louis Blanc, Étude sur la sécrétion de la soie, 1889, p. 27.

sition chimique que la substance qu'elle recouvre. On sait que dans le brin de soie, la couche corticale, ou le grès, est beaucoup moins résistante aux réactifs que la partie centrale formée de fibroïne, et fixe aussi d'une manière plus intense et plus durable que celle-ci les matières colorantes. Cette affinité plus grande pour les colorants s'observe aussi pour la couche périphérique des globules, mais, contrairement au grès, elle est plus résistante aux dissolvants, notamment aux alcalis caustiques, que la masse centrale des globules, ce qui indique qu'elle n'a pas la même composition chimique que le grès du brin de soie. Mais il m'a paru plus intéressant de comparer, au point de vue de cette composition, les globules à la soie produite par l'animal même qui leur donne naissance, à celle par exemple formant le cocon qui contient les œufs.

La soie dont est formé le cocon ovigère de *Chiracanthium lapidicolens* se compose de longs filaments cylindriques, enchevêtrés les uns dans les autres en un feutrage assez dense, surtout à la partie extérieure du cocon. Ils sont d'un blanc de neige à la lumière directe comme à la lumière transmise, réfringents, d'une épaisseur uniforme de $0^{mm},0028$ [1]. Examiné dans l'eau, l'alcool ou d'autres liquides n'exerçant pas sur lui d'action chimique, le filament paraît simple et homogène, c'est-à-dire ne présente pas comme celui du Ver à soie une différenciation entre une partie externe constituant le grès et une partie interne composée de fibroïne, mais à l'aide des réactifs on peut démontrer dans la soie du cocon de l'Araignée une structure analogue à celle de la soie du cocon de Bombyx, et cette étude montre en même temps l'analogie qui existe dans la composition chimique de la soie d'Araignée et celle des globules de l'appareil femelle de ces mêmes animaux.

Une manière intéressante de faire l'étude des caractères microchimiques de la soie d'Araignée est de procéder comparativement avec la soie ordinaire en faisant agir simultanément les réactifs sur un mélange des deux soies placé sur le porte-

1. La grosseur du fil de soie du cocon du Ver à soie étant de $0^{mm},015$ à $0^{mm},018$, il s'ensuit que la soie du cocon ovigère de *Chiracanthium lapidicolens* est environ cinq ou six fois plus mince que celle du Ver à soie.

objet et recouvert d'une lamelle mince sous laquelle on fait pénétrer quelques gouttes du réactif. On peut juger ainsi, sur une même préparation, de la façon dont chaque sorte de soie se comporte en présence du réactif employé. Disons aussi que, pour permettre au réactif d'exercer tous ses effets, il faut mettre la soie en contact avec une suffisante quantité de réactif pour qu'elle y baigne complètement et que la pression de la lamelle mince ne l'empêche pas d'être mouillée sur toutes ses faces. On obtient le mieux ce résultat en munissant la lamelle de petits pieds de cire qui l'empêchent de peser sur les filaments et permettent au liquide de s'insinuer de toutes parts autour de ceux-ci. Ajoutons enfin qu'il convient de renouveler souvent le réactif, surtout lorsqu'il est plus ou moins volatil.

Action des acides minéraux concentrés. — Des trois acides sulfurique, nitrique et chlorhydrique mis en contact avec les deux sortes de soies, c'est le premier qui exerce l'action la plus énergique, car c'est le seul qui les dissolve complètement l'une et l'autre, bien que d'une manière inégale. Les filaments soyeux de *Bombyx mori* sont déjà entièrement dissous alors que ceux de l'Araignée commencent à peine à être attaqués, mais ils finissent aussi, au bout de quelques heures, par disparaître entièrement. Après l'acide sulfurique, c'est l'acide chlorhydrique qui exerce l'action la plus forte, surtout sur la soie de Bombyx, dont elles détermine aussi la dissolution complète, bien qu'après un temps plus long que l'acide sulfurique, tandis que la soie de l'Araignée, même après un contact prolongé pendant douze heures et plus, n'est guère qu'un peu pâlie et gonflée, sans se dissoudre. Enfin, l'acide nitrique est celui des trois réactifs qui exerce l'action la plus faible, car il ne dissout aucune des deux soies, et ne produit qu'un gonflement plus ou moins marqué des filaments, surtout de la soie ordinaire [1].

1. Il ne faut pas perdre de vue, relativement à la faible action de l'acide nitrique sur la soie d'Araignée, qu'il ne s'agit ici que de celle des cocons ovigères de *Chiracanthium lapidicolens*. Chez d'autres Araignées, la soie est plus fortement attaquée et même dissoute par l'acide nitrique. J'ai même constaté cette inégalité d'action chez une seule et même espèce. Ainsi sur le cocon d'une espèce indéterminée, formé de couches extérieures de soie blanche et de couches intérieures de soie jaune, les premières étaient facilement dissoutes par les acides nitrique et chlorhydrique, tandis que les dernières résistaient complètement à

Action des alcalis caustiques. — Les solutions fortes de potasse et de soude exercent, comme on sait, une action différente sur les deux substances qui composent le fil soyeux du Ver à soie : tandis que la couche corticale du fil ou le grès se dissout très rapidement dans ces solutions, la partie centrale ou la fibroïne leur oppose une assez grande résistance et ne s'y dissout qu'à la longue. Dans le fil du cocon de *Chiracanthium*, où, ainsi que nous le verrons plus loin, on peut distinguer aussi une mince couche corticale et un cylindre central, visibles seulement par l'action de certains réactifs, il est difficile de reconnaître si ces deux parties réagissent d'une façon différente dans les alcalis caustiques. Le filament tout entier y présente une résistance plus marquée encore que la fibroïne du Ver à soie, car, même après un contact prolongé pendant plusieurs jours, il ne fait que s'y gonfler un peu et perdre de son éclat, sans s'y dissoudre. Les effets restent encore les mêmes dans les solutions bouillantes de potasse et de soude.

Action du chlorure de zinc basique à 60° *Baumé.* — Ce réactif, qui détermine la dissolution de la fibroïne du Ver à soie, n'attaque en aucune façon, à froid ou à chaud, la soie de *Chiracanthium* : de même que les solutions alcalines, il ne fait que gonfler et pâlir un peu les filaments de cette soie, même après plusieurs jours de contact.

Action de l'eau de Javel. — Ce réactif exerce une action sur la soie de *Bombyx mori* et sur celle du cocon ovigère de *Chiracanthium* : en moins d'une heure, les filaments des deux sortes de soies, mis en contact avec l'eau de Javel, sont entièrement détruits ; ceux du Ver à soie sont les premiers attaqués ; ils pâlissent considérablement sans se gonfler ou se déformer, deviennent cassants et se partagent, sous la moindre pression, en fragments de longueur variable. La partie centrale se dissolvant plus rapidement que la couche corticale, le filament se transforme en un tube de même calibre et de grosseur uniforme, qui s'amincit

ces réactifs. On est autorisé à croire que ces différences réactionnelles des soies chez une même espèce tiennent à ce qu'elles sont sécrétées par des glandes séricigènes différentes, dont les auteurs admettent jusqu'à quatre et même sept différents types chez un même individu, suivant l'espèce.

à mesure qu'il perd son contenu, et dont il ne reste finalement que la paroi flétrie, convertie en un mince cordon contourné, à peine visible. La soie de *Chiracanthium* résiste d'abord plus longtemps à l'action du réactif, puis subit les mêmes altérations que celle de *Bombyx* et disparaît en ne laissant, comme celle-ci, que de faibles traces.

Action du réactif de Schweizer et de l'oxyde de nickel ammoniacal. — Ces deux réactifs, qui sont les dissolvants par excellence de la soie de *Bombyx*, exercent le même mode d'action sur la soie du cocon de *Chiracanthium*. Celle-ci est rapidement dissoute sous leur influence, mais cette dissolution s'accompagne de phénomènes dont l'observation est intéressante en ce qu'elle décèle des détails de structure qui restent inaperçus lorsqu'on étudie celle-ci à l'état frais ou en s'aidant d'autres moyens d'observation. Avant de se dissoudre, le filament soyeux est d'abord fortement gonflé, au point d'atteindre plusieurs fois son diamètre normal; en même temps, on aperçoit comme une différenciation du filament en une couche périphérique et une substance centrale : celle-là, très mince, assez réfringente, comparable à une membrane d'enveloppe du filament; celle-ci, pâle et homogène, semblable à un liquide contenu dans la membrane extérieure. En enlevant, à l'aide d'un courant d'eau distillée qu'on fait passer à travers la préparation, le réactif pour en arrêter les effets ultérieurs, les filaments conservent, sans se dissoudre, l'aspect que nous venons de décrire, et que l'on rend encore plus sensible en les traitant par une matière colorante, de préférence par le bleu de méthylène. Le filament tout entier prend une vive coloration bleue (fig. 20, *B*, *C*, *D*,) laquelle, après décoloration par l'eau alcolisée, reste fixée sur la couche corticale membraneuse, tandis que la substance centrale est peu ou point colorée (fig. 21, *E*, *F*, *G*, *H*). Les caractères de cette couche corticale teinte en bleu deviennent alors très apparents : on constate qu'elle n'a pas partout la même épaisseur ni le même aspect; que sur certaines parties du filament soyeux elle est lisse et unie, sur d'autres, inégale et rugueuse, parfois même granuleuse; ici, droite et bien tendue; ailleurs, onduleuse ou festonnée. Le contenu clair

du filament remplit ordinairement la membrane d'enveloppe dont il épouse les contours, mais sur certaines parties du filament les deux parties paraissent séparées par une bordure claire, indiquant que la membrane s'est soulevée au-dessus du cylindre intérieur (fig. 21, *G*, *H*.) L'impression qui résulte de cet aspect est que le filament est formé comme le brin de soie de *Bombyx mori* de deux parties occupant la même situation respective que le grès et le cylindre de fibroïne de ce dernier. La couche superficielle qui correspondrait au grès a naturellement ici une minceur proportionnelle à la totalité du filament. Cette proportionnalité existe aussi dans le fil du Ver à soie, où, ainsi que Gilson l'a montré, la couche de grès décroît avec la grosseur du fil vers l'extrémité postérieure de la glande, où elle devient d'une minceur extrême. Un autre fait intéressant dont on doit l'observation à Gilson est que la couche corticale du grès existe aussi dans la soie sécrétée par les larves de Phryganides, et revêt le cylindre de soie jusqu'au fond de la glande [1]. Aux espèces séricigènes précédentes il faudrait donc ajouter aussi les Araignées, si l'interprétation que j'ai donnée de la couche superficielle de leur soie comme représentant la couche du grès de ces espèces est exacte [2]. Mais que cette couche soit ou non homologue au grès, sa présence autour de la substance centrale n'en rappelle pas moins la couche membraniforme que nous avons vue former la partie périphérique des globules de l'appareil femelle des Araignées. Quant à la substance interne de ces globules, l'analogie de ses réactions chimiques avec celle de la fibroïne qui forme la partie centrale de la soie (analogie que nous croyons avoir démontrée par nos observations comparatives), prouve qu'elle est constituée également par de la fibroïne ou une substance très semblable à la fibroïne.

La conclusion la plus importante de l'étude que nous venons d'entreprendre est qu'il se produit dans l'appareil femelle de

1. Gilson, La soie et les appareils séricigènes. — I. Lépidoptères (suite). II. Trichoptères. *La Cellule*, t. X, 1er fasc., 1893.

2. Pour établir sur des bases plus certaines cette interprétation, il m'eût fallu faire une étude spéciale de l'appareil séricigène des Araignées et de la sécrétion de la soie dans cet appareil, étude qui n'entrait pas dans le plan de ce travail, où je n'ai été amené qu'incidemment à m'occuper de la structure de la soie de ces animaux.

l'Araignée une substance qui a tous les caractères physico-chimiques de la soie, et que cette substance est sécrétée dans les cellules épithéliales de cet appareil pendant le travail de l'ovogenèse, qui constitue sa fonction essentielle. On sait qu'il s'opère dans ces cellules épithéliales un véritable travail de sécrétion capable de donner naissance à des produits variés quant à leur composition chimique. Presque toujours ce sont des matières albuminoïdes ou graisseuses destinées à être incorporées dans le vitellus, ou de la chitine qui entre dans la constitution des enveloppes de l'œuf; jamais jusqu'ici on n'avait encore signalé comme un de leurs produits la soie ou une matière analogue à la soie. Lorsque celle-ci est destinée à être produite par l'organisme, on la voit se former d'ordinaire dans un appareil spécial comme les glandes filières des Lépidoptères, des Trichoptères, des Hyménoptères, etc., qui sont des glandes salivaires modifiées en vue de cette sécrétion, ou les tubes et acini séricigènes des Araignées, qui sont des organes glandulaires d'une nature particulière, d'origine ectodermique comme les précédents [1]. Plus rarement, c'est l'appareil digestif qui se différencie morphologiquement et physiologiquement dans une de ses parties pour fournir une sécrétion soyeuse : tel l'intestin postérieur chez la larve du Fourmilion [2]. Les glandes anales des larves des Hémérobies, les glandes des chélicères des Chernètes et des Acariens (*Tetranychus*) rentrent aussi dans cette catégorie d'organes transformés en appareil séricigène.

Une autre particularité qui ajoute à l'intérêt de cette sécrétion soyeuse de l'appareil femelle des Araignées, c'est que son produit est versé à l'intérieur du sac ovarique, tandis que celui de la sécrétion vitelline l'est à l'extérieur, c'est-à-dire dans les folli-

1. Jaworowski, Die Entwicklung des Spinnapparates bei Trochosa singoriensis Laxm., etc. *Jenaische Zeitschr.*, t. XXX, 1894, p. 39.

2. D'après **Meinert**, ce seraient les tubes de Malpighi qui chez la larve du Fourmilion produiraient la sécrétion soyeuse, tandis que le rectum se transformerait en une sorte de filière enfermée dans une gaine musculeuse. (Contribution à l'anatomie des Fourmilions. *Særtryk af Overs. over d. K. D. Vidensk. Selsk. Forh.*, etc., 1889.) Si cette manière de voir est exacte, le Fourmilion présenterait une curieuse analogie avec l'Épinoche de mer (*Spinachia vulgaris*), où, ainsi que **Möbius** l'a montré, les filaments muqueux qui servent à la construction du nid de ce Poisson se produisent dans une partie des canalicules urinifères du rein.

cules ovigères. La tunique propre marque comme la ligne de séparation des deux sécrétions, la première se faisant en dedans et la seconde en dehors de cette ligne. Enfin, en rapport avec ces différences de fonctions, les cellules épithéliales se différencient par leur mode de multiplication et leurs caractères morphologiques, comme nous l'avons décrit précédemment.

S'il est facile de comprendre cette transformation d'organes variés en glandes séricigènes par des adaptations à des usages en rapport avec les fonctions de reproduction et l'évolution de l'espèce, on s'explique moins bien l'utilité de cette sécrétion soyeuse dans l'appareil femelle des Araignées. Chez quelques espèces elle est assez abondante pour former autour des œufs une couche granuleuse qui les agglutine entre eux; elle remplit même les interstices qui les séparent dans le cocon d'une masse farineuse blanchâtre ou jaunâtre, comme cela a lieu chez l'Épéire diadème par exemple. Chez d'autres espèces, au contraire, cette couche est assez mince pour ne produire qu'un accolement faible des œufs entre eux ou les laisser même entièrement libres; enfin, elle peut manquer totalement comme chez la *Tegenaria domestica*. Ces différences semblent donc prouver que la sécrétion globulaire ne joue pas un rôle important dans la physiologie de la reproduction chez les Araignées et, de fait, l'agglutinement des œufs par le moyen des globules de leur surface ne peut être considéré comme très utile, puisque ces œufs sont suffisamment maintenus réunis par le cocon qui les renferme. D'autre part, on ne saurait leur attribuer quelque utilité pour la nutrition des jeunes Araignées nouvellement écloses, car on les retrouve à ce moment à l'état parfaitement intact et tout aussi abondants qu'au moment de la ponte. Pour ces raisons, on est donc plutôt porté à conclure que leur production est un phénomène accidentel ou adventice de l'activité fonctionnelle de l'appareil femelle plutôt qu'un acte du fonctionnement normal de cet appareil, en rapport avec la conservation de l'espèce. Envisagé à ce point de vue, le phénomène qui nous occupe a une signification peut-être plus intéressante encore en nous montrant une anomalie fonctionnelle, véritable hétérotopie physiologique, passée à l'état de phéno-

mène permanent et caractéristique chez certaines espèces. Mais ici se présente la question de savoir quelle peut être la cause de cette sécrétion insolite de fibroïne dans un organe qui n'est pas une glande proprement dite et qui est destiné à un tout autre usage que celui de sécréter de la soie comme font les glandes spécialement affectées à ce rôle, si développées chez les Aranéides. Je crois qu'on peut l'expliquer par les considérations suivantes.

Au moment de la maturité de l'organe femelle, les glandes séricigènes sont le siège d'une sécrétion abondante de substance soyeuse destinée à fournir la matière du cocon ovifère. Soit que cette substance existe toute formée dans le sang à l'état de fibroïne dissoute, et s'en sépare simplement par une sorte de filtration à travers les cellules épithéliales des glandes séricigènes, soit qu'elle se forme de toutes pièces dans le protoplasma de ces cellules aux dépens des éléments du sang, on doit admettre que cette fibroïne ou ses principes constitutifs existent en grande quantité dans le liquide sanguin à l'époque de la reproduction, si l'on considère l'abondance et la rapidité avec lesquelles la matière soyeuse est produite à cette époque pour la formation du cocon. Cette fibroïne ou ses principes constitutifs sont transportés par le sang dans toute l'économie et par conséquent aussi dans l'organe femelle. La faculté que possèdent les cellules épithéliales de celui-ci de sécréter des produits très variés (substances protéiques, graisseuses, chitineuses ou kératineuses, voyez la note de la p. 49), qui entrent dans la formation des œufs, cette faculté, disons-nous, leur permet vraisemblablement aussi de sécréter de la fibroïne lorsqu'elles sont baignées par un sang contenant abondamment cette substance à l'état de dissolution, ou les principes à l'aide desquels elles peuvent la constituer. L'hypertrophie et la prolifération très active dont l'épithélium de l'organe femelle est le siège au moment de l'ovogenèse sont probablement aussi en rapport avec le changement qui s'opère à ce moment dans leurs propriétés sécrétoires. Nous avons déjà montré la ressemblance que présente le processus de sécrétion des globules soyeux avec celui de la soie proprement dite. Dans les deux cas, ainsi

que nous l'avons vu, la fibroïne se produit au sein de la cellule sécrétante sous la forme de petits globules qui sont mis ensuite en liberté dans la cavité de l'organe. La seule différence consiste en ce que, dans la glande séricigène, les globules soyeux s'incorporent, au fur et à mesure de leur production, à l'amas de fibroïne déjà sécrétée qui remplit cette cavité, tandis que dans l'organe sexuel les globules soyeux, devenus libres, restent isolés au lieu de se fusionner en une masse commune. Mais ils imitent en quelque sorte leurs congénères des glandes séricigènes, qui s'accolent d'abord au cylindre central de fibroïne avant de se fusionner avec lui, en se fixant à la surface des œufs avec lesquels ils sont évacués au dehors. Les œufs remplacent en quelque sorte ici le cylindre central de fibroïne des glandes séricigènes dans l'évacuation des globules à l'extérieur.

Cette ressemblance devient donc ainsi presque parfaite, non seulement au point de vue de la nature du produit sécrété et du processus de sécrétion, mais aussi du mécanisme de l'excrétion de ce produit. Par l'exposé de ces derniers faits, je crois avoir complété la démonstration que l'organe femelle des Araignées fonctionne comme une véritable glande séricigène à certaines époques de la vie reproductive de ces animaux.

Aperçu historique sur les globules soyeux de l'appareil femelle des Araignées.

Les globules soyeux n'ont d'abord été aperçus qu'à la surface des œufs pondus. Nous avons déjà vu que c'est **von Wittich** qui le premier a signalé leur existence en leur attribuant l'aspect velouté de ces œufs, que **Herold** comparait à la *fleur* de certains fruits. **Von Wittich** les appela *capsules pigmentaires* (Pigmentkapseln), et les croyait formés d'une substance protéique combinée à un pigment, à la suite des études microchimiques qu'il avait faites de ces petits corps. En 1873, étudiant dans mon Mémoire sur le développement des Araignées la structure de l'œuf chez diverses espèces de cette classe, j'en avais donné une description assez complète, mais sans avoir encore réussi à reconnaître leur véritable

nature [1]. Quelques années plus tard, **H. Ludwig**, chez *Philodromus limbatus*, décrit le chorion comme recouvert d'une couche de petits globules, mais par une singulière méprise il les confondit avec les granulations de la couche superficielle du protoplasma vitellin, qui, au début du développement embryonnaire, forment les champs granuleux précédant l'apparition du blastoderme. Cette erreur de **Ludwig** fut relevée par **J. Barrois**, qui distingua fort bien les globules de la surface de l'œuf et les granulations plastiques du protoplasma. Il décrit les premiers comme disposés en lignes entrecroisées, figurant une sorte de réseau superficiel, bien visible surtout sur les œufs d'*Epeira diadema* traités par le nitrate d'argent. **Barrois** ne dit d'ailleurs rien ni de leur origine ni de leur signification [2].

Décrivant l'œuf de l'*Agelena nævia*, **Locy** [3] se contente de dire que la surface externe du chorion est recouverte de granules disposés en une seule couche, et que celle-ci n'apporte aucun obstacle sérieux à l'observation de l'embryon, tandis que dans d'autres espèces, tel que l'*Epeira diadema*, les granules sont plus gros et forment plusieurs couches, ce qui oblige à les enlever pour permettre l'observation.

L'auteur d'un travail plus récent sur le développement de l'œuf de l'Araignée, **Kishinouye** [4], s'exprime de la manière suivante sur les petits éléments qui nous occupent : « The egg has two investing membranes, the inner of which is the vitelline membrane and the outer the chorion. The external surface of the latter is covered with a crust of minute spherical granules insoluble in alcool. In a species of *Epeira*, the granules are

1. Balbiani, Mémoire sur le développement des Araignées. *Annales des Sc. nat.*, 5e série, *Zool.*, 1873, art. n° 1.

2. C'est à tort que cet auteur prétend que je n'ai pas observé les globules superficiels de la membrane vitelline. Sans parler ici de la description très circonstanciée que j'en ai donnée dans le texte de mon *Mémoire sur le développement des Aranéides* (*Ann. des Sc. nat.*, t. XVIII, 1873), il suffit de jeter les yeux sur les figures 53 à 55 de ma planche XIV pour s'assurer que j'ai bien observé les globules superficiels de l'œuf, quoique ma description ne s'accorde guère avec celle que donne **Barrois** de leur disposition à la surface de la membrane vitelline (J. Barrois, Recherches sur le développement des Araignées. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 1877, p. 529).

3. Will. A. Locy, Observations on the Development of *Agelena naevia*. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, t. XII, 1886, p. 65.

4. Kishinouye Kamakichi, On the Development of Araneina. *Journ. of the Coll. of Science, Tokyo*, t. IV, 1891, p. 55.

comparatively large and closely incrust the surface of the egg, in some places in two or three layers, making the examination of the inside almost impossible. They were easily removed by a gentle rubbing with the fingers. In species of others genera examined, the granules were tolerably crowded in one layer, but being smaller than those of *Epeira* did not seriously obstruct the view of the inside. »

En 1873, j'avais moi-même indiqué la possibilité d'éclaircir l'œuf pour l'observation en le débarrassant des globules qui recouvrent sa surface chez l'Epéire diadème; il suffit pour cela de les brosser à l'aide d'un pinceau après avoir immergé l'œuf dans une goutte d'huile, qui contribue à augmenter sa transparence sans entraver en aucune façon son développement.

Les autres auteurs n'ont vu les globules du chorion que dans l'intérieur de l'appareil femelle. « Le contenu de l'oviducte et de l'utérus, dit **Schimkewitch**[1], est constitué par un amas de grains jaunâtres (chez *Epeira*) qui forment, d'après **Ludwig**, le chorion des œufs. Il est probable que cet amas est dû à une sécrétion des cellules de l'oviducte et principalement de l'utérus. » On voit que **Schimkewitch** ne signale pas l'ovaire comme organe principal de cette sécrétion globulaire ou granuleuse.

Dans leur *Traité pratique d'anatomie comparée*, **Vogt** et **Yung** disent de leur côté : « Dans la paroi de l'ovaire de l'Epéire on distingue, à l'extérieur de l'enveloppe péritonéale, une couche de cellules cylindriques ayant à peu près toutes la même hauteur; elles recouvrent une masse grenue composée par une quantité de petites granulatious rondes, colorées un peu en brun. » Un peu plus loin, ils ajoutent : « Quant au contenu de l'oviducte et de l'utérus, on remarque qu'il se compose de globules ronds colorés en rouge brun, à peu près tous d'égale grosseur. » Il résulte de cette description que **Vogt** et **Yung** ont vu les éléments dont nous parlons dans toute l'étendue de l'appareil femelle, mais qu'ils les mettent plus spécialement en rapport avec les cellules épithéliales de l'ovaire, bien qu'ils ne

1. Schimkewitch, Étude de l'anatomie de l'Épéire. *Ann. des Sc. nat.*, t. XVII, 1884, art. n° 1, p. 77.

les fassent pas explicitement dériver de ces cellules. C'est la seule indication, bien vague à la vérité, que nous trouvions dans les auteurs concernant l'origine de ces corps.

Nous avons voulu étendre nos recherches bibliographiques au delà de l'ordre des Araignées et nous enquérir si dans d'autres groupes d'Arachnides il n'était pas fait mention de corpuscules analogues à ceux qui font le sujet de ces observations. Nos recherches n'ont pas été très fructueuses, car nous n'avons trouvé qu'une seule observation présentant une certaine analogie avec les nôtres chez les Araignées : c'est dans l'ordre des Solifuges ou Galéodides. **Birula**[1] dit avoir observé dans la cavité des ovaires des oviductes et de l'utérus de ces animaux des cellules libres, qu'il compare pour la forme et la grosseur aux globules sanguins de ces mêmes espèces. Ces éléments se multiplient activement par karyokinèse, et sont accumulés surtout à la face interne de la couche épithéliale qui revêt la face interne de l'appareil femelle, ainsi que dans les nombreux replis que forme cette couche. Ces cellules joueraient un rôle important pendant la reproduction en détruisant les œufs mûrs restés sans développement, ainsi que les spermatophores non utilisés à chaque période de propagation. Cette destructiou aurait lieu par phagocytose et servirait à débarrasser l'appareil femelle des matériaux inutiles qui encombrent son intérieur, afin de procurer la place nécessaire au développement des jeunes Galéodes qui, ainsi qu'on le sait, naissent à un état de presque complète maturité. Quant à l'origine de ces éléments, **Birula** les décrit comme des cellules migratrices provenant soit des globules sanguins qui, à l'époque de la maturité des organes sexuels, ont pénétré à l'intérieur de ceux-ci, soit, plus vraisemblablement, des cellules péritonéales, qui forment d'abord une couche peu cohérente à l'extérieur de l'appareil femelle, puis traversent la paroi de cet appareil pour apparaître dans son intérieur, s'y multiplier en grand nombre et jouer le rôle de phagocytes.

1. Birula, Beiträge zur Kenntniss des anatomischen Baues der Geschlechtsorgane bei den Galeodiden. Vorläufige Mitth. *Biolog. Centralblatt*, t. XII, n° 22, p. 687, 1892. — Untersuchungen über den Bau der Geschlechtsorgane bei den Galeodiden. *Horæ Societatis Entomologicæ Rossicæ*, t. XXVIII, p. 289, 1894.

Entre les observations de **Birula** et les nôtres, il n'y a guère d'autre ressemblance que la présence de nombreux corpuscules libres dans la cavité de l'appareil femelle au moment de la maturité de cet appareil. Quant à la nature et à la signification de ces corpuscules, il ne paraît pas y avoir beaucoup d'analogie dans les deux groupes d'animaux, car **Birula** les décrit chez les Galéodes comme de véritables cellules se multipliant par karyokinèse, tandis que nous avons vu que, chez les Araignées, ils étaient constitués par des globules d'une matière soyeuse qui ne se multiplient ni par karyokinèse ni autrement. Malgré cette différence, on ne peut manquer d'être frappé de la ressemblance qui existe sous le rapport de la disposition et de l'abondance de ces petits corps dans la cavité de l'appareil femelle, entre les figures de **Birula** et les nôtres[1]. Ajoutons que les observations de cet auteur chez les Galéodides sont encore les seules qui aient été faites jusqu'ici sur ces petits éléments des organes sexuels chez ces animaux, et qu'il y a lieu d'attendre leur confirmation par d'autres observateurs avant de chercher à en faire la comparaison avec ceux des Araignées. J'avais d'abord été tenté moi-même de considérer ceux-ci comme des cellules, surtout après avoir constaté leur division en deux ou un plus grand nombre de segments et reconnu le corpuscule central, si semblable à un noyau de cellule par son affinité pour les matières colorantes et la circonstance qu'il se fractionne parfois avec le globule lui-même qui le renferme. Ce n'est qu'à la suite d'une étude plus attentive que j'ai été amené à les interpréter comme un produit de sécrétion de l'épithélium de l'appareil femelle, ainsi que j'ai cherché à l'établir par ce qui précède.

II

Sur les plaquettes chitineuses jaunes des œufs des Phalangides.

En dehors des Aranéides, et peut-être aussi des Galéodides, on observe chez quelques Phalangides des corpuscules particuliers, formés dans l'appareil femelle, qu'on retrouve plus tard à

1. Comparez par exemple les figures 14 et 15 de **Birula** avec nos figures 1, 8, 9.

la surface des œufs pondus. Ce sont des corps en forme de petites plaques ovalaires, minces, homogènes et réfringentes, le plus souvent colorées en jaune assez vif, plus rarement incolores, appliquées par une de leurs faces à la surface extérieure de l'œuf (fig. 23, 24, 25). De taille très inégale, les plus grandes, longues de 0^{mm},030 à 0^{mm},040, larges de 0^{mm},015 à 0^{mm},018; les autres, de 0^{mm},006 à 0^{mm},009 seulement, elles sont disposées sans aucune régularité à l'extérieur du chorion, s'accumulant par places de manière à ne laisser aucun espace où la membrane apparaisse à nu; ailleurs, écartées entre elles et clairsemées, montrant dans leurs intervalles la surface libre du chorion (fig. 25). Dans sa totalité, l'œuf paraît comme encroûté par ces corpuscules superficiels, qui lui ôtent presque toute sa transparence, mais dont on parvient à le débarrasser par le procédé que nous indiquerons plus loin.

La partie la plus intéressante de l'histoire de ces plaquettes du chorion, qu'on observe surtout chez les espèces du genre *Phalangium* (*Ph. parietinum*, *Ph. cornutum*, etc.), est celle de leur composition chimique et de leur mode de genèse dans l'appareil reproducteur femelle. Elle est surtout intéressante par la comparaison avec les corpuscules qui occupent une situation analogue à la surface des œufs pondus des Araignées et dont nous avons fait l'étude dans la première partie de ce Mémoire. En raison de cette similitude de position et de la facilité avec laquelle on peut les détacher de l'œuf, j'avais d'abord pensé que ces éléments des Phalangides étaient morphologiquement homologues aux globules superficiels des œufs des Araignées et formés comme ceux-ci de matière soyeuse. Quant à ce dernier point, mes études microchimiques m'ont montré qu'ils n'avaient aucune des réactions de la soie : ainsi, ils sont totalement insolubles, sans même la moindre trace de gonflement, dans les solutions de potasse et de soude caustiques, dans le chlorure de zinc basique, l'oxyde de cuivre ou de nickel ammoniacal. Les acides nitrique et chlorhydrique, l'acide acétique cristallisable n'y déterminent aucune altération quelconque, sauf la perte de leur coloration jaune dans ce dernier réactif. Ils ne présentent non plus qu'une faible affinité pour les matières colorantes,

telles que la safranine, le bleu de méthylène, le vert de méthyle, qui ne les colorent que faiblement au bout d'un temps assez long. Par tous ces caractères, les corpuscules des Phalangides diffèrent donc sensiblement de ceux des Aranéides; ils ne sont par conséquent pas composés de fibroïne comme ces derniers, mais par leur résistance à tous les réactifs auxquels ils ont été soumis, et notamment aux solutions alcalines concentrées, ils semblent au contraire se rapprocher des substances chitineuses, s'ils ne sont pas formés de chitine pure.

Un autre caractère différentiel que les plaquettes des Phalangides présentent avec les globules soyeux des œufs des Araignées est relatif au lieu de leur formation. En étudiant sur des coupes pratiquées dans toute l'étendue de l'appareil femelle le contenu des diverses parties de cet appareil, on constate que les plaquettes chitineuses ne se retrouvent jamais dans l'ovaire, tandis que l'oviducte et l'utérus des femelles prêtes à pondre en renferment toujours de grandes quantités autour des œufs contenus dans ces organes. La face interne de ces organes est garnie de longues villosités formées par des duplicatures de la paroi, recouvertes de cellules épithéliales (fig. 28, 28, *ep*). Ces villosités peuvent atteindre jusqu'à une longueur de $0^{mm},18$ et davantage. Les cellules épithéliales qu'elles portent à leur surface sont courtes et serrées les unes contre les autres en une couche continue. L'axe de chaque villosité est formée par les faces adossées de la duplicature entre lesquelles s'insinuent des faisceaux musculaires détachés de la couche des fibres musculaires internes de la paroi (fig. 28, *mi*). **Henking** a assez bien décrit et figuré l'aspect que l'utérus présente sur une coupe transversale chez l'*Opilio parietinus* [1], ainsi que la forme d'une villosité isolée. Il a observé aussi que des cellules épithéliales s'échappe une substance visqueuse qui, par le mode de préparation, se concrète sous forme de gouttelettes, lesquelles restent souvent encore rattachées par un filament de même substance à leur cellule mère. Mais **Henking** ne s'est pas fait une idée très complète ni très exacte des phénomènes de cette sécrétion, car il suppose qu'elle forme

1. H. Henking, Untersuchungen über die Entwicklung der Phalangiden. Theil I. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. XLV, 1886, p. 86.

dans la cavité de l'utérus une masse qui enveloppe les œufs et constitue à chacun, en se durcissant, une coque solide qui se surajoute à l'enveloppe ou *oolemme* que chaque œuf s'est primitivement formé à lui-même dans l'utérus.

S'il paraît en être effectivement ainsi chez certains Phalangides, tel que le *Leiobunum hemisphæricum*, où l'œuf est dépourvu de plaquettes chitineuses à sa surface, la description de **Henking** ne s'applique plus à l'espèce qui a précisément servi de type à sa description, à savoir le *Phalangium parietinum*, non plus qu'aux autres espèces du même genre, tel que le *Ph. cornutum*, chez lesquelles on observe les plaquettes en question. J'ai pu suivre leur mode de formation dans l'oviducte de cette dernière espèce, ainsi que je vais le décrire.

A la surface des longues villosités garnies de cellules épithéliales ou dans les intervalles qui les séparent apparaissent de petites gouttelettes arrondies ou irrégulières d'une substance homogène assez réfringente, qui paraissent sortir ou suinter des cellules épithéliales (fig. 28). Ces gouttelettes, en s'agglutinant ou se fusionnant les unes avec les autres, forment d s masses aplaties, plus ou moins volumineuses, qui constituent les plaquettes dont j'ai décrit plus haut les caractères morphologiques et chimiques. A mesure qu'elles s'agrandissent en s'incorporant de nouvelles gouttelettes de sécrétion, elles s'avancent vers l'intérieur de la cavité utérine, plongées dans une matière muqueuse, d'aspect finement granuleux sur les coupes durcies par les réactifs, dans laquelle les plaquettes paraissent comme emprisonnées par l'effet de la coagulation (fig. 28, *mq*). Je n'ai pas reconnu d'une manière certaine l'origine de cette matière, et ne saurais dire si elle provient d'une exsudation des cellules épithéliales ou d'une destruction partielle de celles-ci; peut-être a-t-elle cette double origine. En faveur de la dernière on peut invoquer les taches claires, nucléiformes, qu'on observe dans cette matière et qui sont peut-être formées par les noyaux altérés des cellules épithéliales détruites (fig. 28, *t*).

Lorsque les œufs arrivent successivement dans l'oviducte, ils sont entourés par la matière muqueuse qui se répand dans leurs intervalles et chemine avec les œufs dans l'intérieur de ce con-

duit, pour être finalement évacuée avec ceux-ci par la ponte, ainsi que **Henking** l'a très bien décrit et figuré chez le *Leiobunum hemisphæricum*[1]. Chez les espèces, telles que les *Phalangium parietinum* et *Ph. cornutum*, où cette matière renferme les corpuscules en forme de petites plaques dont j'ai décrit plus haut le mode de formation, celles-ci sont évacuées en même temps que la matière muqueuse amorphe qui les englobe. Cette matière, après la ponte, et probablement sous l'influence de l'air, se durcit et forme autour de chaque œuf une membrane adventice, une sorte d'exochorion, mince, transparente et homogène, par l'intermédiaire de laquelle les plaquettes chitineuses sont collées à la surface de l'œuf. Quant à la coloration jaune plus ou moins vive que les plaquettes présentent sur les œufs pondus, elle ne paraît se produire que dans les derniers temps de la maturation de l'œuf dans l'utérus, ou même seulement sous l'influence de l'air, au moment de la ponte.

Henking ne semble pas avoir aperçu les plaquettes de l'exochorion chez le *Ph. parietinum*, ou, pour parler plus exactement, s'il les y a aperçues, il s'est mépris sur leur signification, comme cela me paraît résulter de sa description et de la figure 17 de son travail. Cette figure représente un œuf de *Ph. parietinum*, traité par l'eau bouillante, puis par l'alcool, dont le contenu, sous l'influence de ce traitement, s'est fortement rétracté en abandonnant la membrane d'enveloppe. Dans l'espace libre qui s'est formé ainsi au-dessous de la membrane d'enveloppe, **Henking** figure de nombreux globules libres, qu'il décrit comme des globules vitellins graisseux, qui, par l'effet du traitement auquel l'œuf avait été soumis, se sont séparés de la masse vitelline contractée au centre de l'œuf. J'incline plutôt à croire que dans cet œuf, observé et dessiné d'ailleurs sous un faible grossissement, les corpuscules, que **Henking** suppose être placés sous la membrane et représenter des globules de graisse, sont situés à l'extérieur et ne sont autre chose que les plaquettes chitineuses que j'ai décrites. En cherchant à reproduire sur les œufs du *Ph. cornutum* les effets du traitement par l'eau bouil-

1. *Loco cit.*; voy. la figure dans le texte à la page 103.

lante et l'alcool employé par **Henking**, j'ai observé des modifications absolument semblables à celles de sa figure 17, et il était facile de s'assurer, tant par l'observation des œufs intacts que par celle des lambeaux de la membrane des œufs dilacérés, que les corps pris par **Henking** pour des globules vitellins graisseux étaient bien les petits éléments chitineux de la surface de l'œuf. Ils offraient bien la forme généralement ovalaire et la coloration jaune de ces corps, tandis que dans les œufs intacts on voyait le vitellus contracté sous forme d'une masse arrondie cohérente, dont aucune parcelle, malgré le traitement employé, ne s'était détachée pour venir se placer dans l'espace périvitellin.

Si l'existence des plaquettes chitineuses des œufs du *Phalangium* a échappé à **Henking**, cet auteur a au contraire très bien constaté la présence des deux enveloppes de l'œuf, savoir la membrane interne propre, ou l'*oolemme* de **Henking** (chorion), et celle due à la sécrétion de l'utérus et qu'il désigne sous le nom de *paralemme*. Cette dernière est la membrane que j'ai décrite comme un exochorion; c'est elle qui renferme les plaquettes chitineuses chez le *Phalangium*, tandis que chez le *Leiobunum* elle est dépourvue de ces petits corps, et est lisse et unie à sa surface.

Henking a émis l'opinion que les deux enveloppes de l'œuf ne sont pas formées de chitine, car il les aurait vues se gonfler en une pellicule irisée sous l'influence de l'acide chlorhydrique à 20 0/0, et se dissoudre presque entièrement dans une solution moyennement concentrée de potasse. Mes observations, faites spécialement en vue de contrôler cette manière de voir, m'ont montré au contraire que les deux membranes, c'est-à-dire le chorion et l'exochorion, résistent parfaitement et sans la moindre altération à l'action de ces réactifs, et par conséquent qu'elles sont bien formées de chitine, contrairement à l'avis de **Henking**[1].

1. Nous devons rappeler cependant ici que d'après les analyses du chorion de l'œuf de *Bombyx mori*, faites par **Verson** et **Morpugo** (La composizione chimica dei gusci nelle uova del filugello, in *Boll. di Bach.*, t. II, 1884, n° 9), puis par **Tichomiroff** (Chemische Studien über, die Entwicklung der Insekteneier. *Zeitschr. fur physiol. Chemie*, t. IX, 1884, p. 518), cette membrane ne serait pas formée de chitine, mais d'une substance que les premiers assimilent à la kératine, tandis que le dernier en fait un principe particulier qu'il désigne sous le nom de *chorionine*. Cette substance différerait de la chitine, outre sa teneur en soufre, par sa facile solubilité dans les alcalis.

Janvier 1897.

J'ai déjà parlé précédemment de l'action de ces réactifs sur les plaquettes jaunes de l'exochorion et n'y reviendrai pas ici. Je veux seulement, à propos de l'action de la potasse, indiquer la parti qu'on en peut tirer pour la technique microscopique. Elle fournit en effet un bon moyen pour remédier à l'opacité que la présence des plaquettes détermine chez l'œuf de certaines espèces, notamment celles du genre *Phalangium*. Cette opacité est souvent telle qu'elle rend impossible l'observation de l'embryon qui se développe dans son intérieur. Le procédé suivant permet de débarrasser complètement l'œuf de son exochorion avec les plaquettes qu'il renferme, en respectant le chorion et la masse vitelline intérieure ou l'embryon en voie de formation. Il consiste à faire bouillir pendant quelques instants les œufs au-dessus de la lampe à alcool, dans une petite capsule de porcelaine contenant une faible solution de potasse caustique dans l'eau distillée. Ce réactif a pour effet de décoller l'exochorion avec ses plaquettes du chorion sous-jacent, et de déterminer même sa chute, sans aucun dommage pour le reste de l'œuf. Si cette chute ne se produisait pas, il suffirait, pour enlever l'exochorion, de placer l'œuf sur un fragment de papier brouillard et de le frotter assez fortement à l'aide d'un petit pinceau : l'exochorion, déjà soulevé par l'action de la solution chaude de potasse, se détacherait alors tout entier ou par lambeaux, et l'œuf, devenu transparent, peut être dès lors facilement observé à travers le chorion resté en place. Ajoutons que, par suite de l'action de l'eau chaude, l'embryon a déjà subi un certain degré de durcissement qu'on compléterait par les réactifs appropriés, l'alcool, le liquide de Flemming, si l'on se proposait de l'étudier sur des coupes transparentes [1].

Chez les espèces dont l'œuf est naturellement dépourvu de plaquettes superficielles, les deux membranes de sa paroi jouissent d'une transparence suffisante pour permettre, sans préparation préalable, l'observation du contenu : c'est ce qui a lieu chez le *Leiobunum hemisphæricum* par exemple. Chez une autre espèce, appartenant probablement au genre *Platylophus*, dont

1. Cette méthode d'observation se trouve déjà décrite dans le *Traité technique d'anatomie microscopique* de **Bolles Lee** et **Henneguy**, 1887, p. 311.

j'ai décrit les dernières phases du développement embryonnaire [1], la plus extérieure des deux enveloppes de l'œuf est également dépourvue de plaquettes chitineuses opaques, mais sa surface présente un élégant dessin de petits sillons enchevêtrés, simples ou rameux, semblables à de fines vermiculures, qui ne lui ôtent rien de sa transparence, car elle m'a permis d'apercevoir l'embryon avec tous les détails de son organisation extérieure, et notamment la curieuse disposition des longues pattes du jeune animal dans l'intérieur de l'œuf [2].

Enfin, le même fin guillochage de l'exochorion s'observe aussi sur les œufs d'une espèce que je rapporte avec quelque doute à l'*Opilio leucophæus* Koch [3] (fig. 26, *ex*). Il s'agit bien ici d'un détail de structure de la membrane et non pas d'une production parasitaire, comme le suppose **Henking**. C'est en effet à tort que cet auteur a prétendu que les petites vermiculures que j'ai décrites, ainsi que je viens de le rappeler tout à l'heure, et représentées sur la membrane externe de l'œuf de *Platylophus* dans la figure première, pl. I, de mon Mémoire de 1872 (*loco cit.*), étaient probablement le résultat du développement d'un champignon à l'intérieur de cette membrane. J'ai fréquemment observé cet envahissement des œufs de Phalangides par des champignons parasites, mais leurs filaments, si déliés et nombreuses que fussent leurs ramifications à la surface de l'œuf, ne présentaient jamais la moindre ressemblance avec la fine sculpture de l'œuf dont il est ici question.

1. Balbiani, Mémoire sur le développement des Phalangides. *Ann. des Sc. nat. Zoologie*, t. XVI, 1872, art. n° 1.
2. *Loco cit.*, pl. I, fig. 2, 3 et 4.
3. La petite espèce de Phalangide dont il s'agit ici a été trouvée par moi en grand nombre, il y a une dizaine d'années, en septembre, dans l'herbe d'un talus gazonné, en Normandie; depuis, je n'ai pas réussi à la retrouver au même endroit. J'en avais obtenu des pontes assez nombreuses qui s'effectuent en terre, comme chez beaucoup d'autres Phalangides, les *Phalangium*, *Leiobunum*, etc. Les œufs, relativement volumineux, un peu oblongs (de $0^{mm},81$ à $0^{mm},91$ de long sur $0^{mm},74$ à $0^{mm},86$ de large) ont, comme ceux des autres Phalangides, une double enveloppe, formée par un chorion et un exochorion, mais ici très adhérents l'un à l'autre, ce qui m'avait d'abord fait croire à une membrane d'enveloppe simple. Ce n'est que sur des œufs qui avaient macéré pendant plusieurs années dans de l'alcool faible que les deux membranes s'étaient séparées et avaient pu être bien mises en évidence par dilacération de l'œuf (fig. 28). De même que chez les autres Phalangides, le chorion (*ch*) présentait un aspect complètement homogène, et était notablement plus épais que l'exochorion (*ex*), où s'observait très bien, sur des lambeaux isolés de cette membrane, la délicate sculpture que j'ai essayé de rendre par le dessin.

III

Sur les cellules glandulaires ou granulogènes du testicule des Arachnides et des Myriapodes.

L'homologie qui existe tant au point de vue morphologique qu'au point de vue physiologique entre l'appareil femelle et l'appareil mâle, nous conduit à nous demander si, chez les Arachnides, les cellules épithéliales de ce dernier appareil ne sont pas aussi le siège de phénomènes de sécrétion analogues à ceux que nous avons décrits dans les pages précédentes pour les cellules épithéliales de l'appareil femelle de ces animaux. A défaut d'observations personnelles, que la saison hivernale actuelle ne m'a pas permis d'entreprendre, j'ai recherché s'il existait dans la science des faits permettant de répondre à cette question. D'abord tous les auteurs qui ont examiné la liqueur séminale des Aranéides, soit dans le testicule ou leurs conduits excréteurs, soit dans le réceptacle séminal de la femelle, après l'accouplement, ont constaté l'existence de corpuscules particuliers, mêlés en plus ou moins grande quantité aux spermatozoïdes contenus dans ces parties. Ainsi **Bertkau**[1], chez une Araignée, la *Philoica* (*Tegenaria*) *domestica*, a trouvé dans le contenu du testicule et des palpes copulateurs du mâle, ainsi que dans le réceptacle séminal de la femelle, en outre des spermatozoïdes, des corpuscules affectant les uns la forme de petits granules, les autres celle de petites masses ovalaires, entremêlés aux éléments séminaux. Il leur assigne pour usage de maintenir la fraîcheur et la fertilité de ces éléments pendant le temps souvent fort long qu'ils séjournent dans les palpes du mâle et surtout dans le réceptacle séminal de la femelle. Il leur donne pour lieu de formation des petites cellules à contenu granuleux qui tapissent la face interne du testicule, où elles sont mêlées aux cellules mères des spermatozoïdes. Ces mêmes petites cellules granuleuses revêtent aussi l'intérieur des canaux déférents.

1. Bertkau, Ueber den Generationsapparat der Araneiden. *Archiv f. Naturgesch.*, 41. Jahrg., 1885, p. 235.

Schimkewitch[1] distingue chez l'Epéire des cellules spermatogènes, qui occupent la partie postérieure du testicule, et des cellules glandulaires, qui en occupent la partie antérieure ainsi que la paroi des canaux déférents : c'est dans ces dernières cellules que se forment les granules arrondis ou ovalaires décrits par **Bertkau**. Dans leur *Traité pratique d'anatomie comparée*, **Vogt** et **Yung** ne font que reproduire les observations de **Bertkau** et de **Schimkewitch**, sans ajouter de faits nouveaux sur les éléments du testicule des Aranéides.

Chez le *Phalangium*, **H. Blanc**[2], après avoir décrit les spermatozoïdes en forme de petites lentilles biconvexes et leur mode de formation dans les cellules du testicule qu'il désigne sous les noms de cellules mères, de spermatoblastes ou de spermatogonies, ajoute que l'on peut très souvent voir dans le testicule, examiné à l'état frais, de petits corpuscules brillants, souvent en forme de bâtonnets, contenus dans une membrane d'enveloppe. Il pense qu'ils proviennent d'une dégénérescence du noyau des cellules mères, qui aurait lieu plus ou moins dans chaque testicule examiné.

C'est également à une dégénérescence des cellules épithéliales du testicule du *Phalangium* que **W. de Graaf**[3] attribue les corpuscules brillants qu'il a trouvés, dit-il, par tout le testicule; ils sont de nature graisseuse, et proviennent, suivant lui, des cellules épithéliales formant de petits groupes à la périphérie du testicule, avec un contenu granuleux et sans noyau. **Rössler**[4], chez les mêmes animaux, a trouvé les canaux déférents de l'individu adulte remplis d'une abondante quantité de cellules rondes, d'inégale grandeur, pleines de gouttelettes sphériques claires, plus grosses et moins nombreuses dans les grandes cellules. Ces gouttelettes sont mises en liberté par la rupture de la membrane d'enveloppe et viennent se mêler aux spermatozoïdes auxquels elles servent probablement d'aliment. Leur origine et leurs rap-

1. Schimkewitch, Anatomie de l'Épéire, *Ann. des Sc. nat.*, t. XVII, 1884.
2. H. Blanc, Anatomie et physiologie de l'appareil sexuel mâle des Phalangides. Diss. inaug. de Fribourg-en-Brisgau, 1880.
3. H.-W. de Graaf, Sur la constitution des organes génitaux des Phalangides, Leide, 1882, p. 50.
4. R. Rössler, Beiträge zur Anatomie der Phalangiden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. XXXVI, 1882, p. 671.

ports avec les cellules cylindriques de l'épithélium des canaux déférents n'ont pu être reconnus.

Nous trouvons des indications moins vagues sur les petits éléments granuleux mêlés aux corpuscules séminaux du sperme des Arachnides dans le Mémoire déjà cité plus haut de **Birula**[1] sur les organes génitaux des Galéodides. Ses observations sur une *Lycosa* et un *Phalangium cornutum* lui ont montré que ces éléments se forment dans des cellules spéciales, ou cellules folliculaires, qui se distinguent des cellules spermatogènes proprement dites par leur noyau plus pâle et relativement plus volumineux. Ces cellules, par des divisions successives de leur plasma et de leur noyau, se partagent en parties de plus en plus petites, dont le résultat final sont les petits éléments granuleux (ou vésiculeux) qu'on observe dans le sperme de ces animaux.

Ces observations sont confirmées par **Peter Schmidt** sur les préparations mêmes qui avaient servi à **Birula**. De plus, **P. Schmidt**, dans le Mémoire où il indique ce résultat[2], dit avoir fait des observations tout à fait analogues chez *Scolopendrella*, Myriapode appartenant à un des groupes inférieurs de cette classe, les Symphiles. De même que chez les Aranéides et Phalangides, les éléments du testicule de *Scolopendrella* se composent de deux sortes de cellules, les unes spermatogènes, les autres granulogènes. Elles se développent parallèlement et par des processus très analogues, les premières, pour donner naissance aux spermatozoïdes en forme de petits bâtonnets de cette espèce, les secondes, à de petites granulations arrondies. Les cellules granulogènes se distiguent des spermatogènes par leur coloration plus claire et leur noyau ovale et granuleux, plus volumineux que celui des cellules mères des spermatozoïdes. C'est par deux bipartitions successives que les cellules de chaque sorte donnent naissance, d'une part, aux corpuscules séminaux, d'autre part, aux petits éléments granuleux, mais leur mode de

1. A. Birula, Untersuchungen ü. den Bau der Geschlechtsorgane bei den Galeodiden. *Horæ Societatis ent. Rossicæ*, t. XXVIII, 1894.

2. Peter Schmidt, Beiträge zur Kenntnis der niederen Myriapoden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. LIX, 1895, p. 436.

division n'est pas le même, car elle a lieu par mitose pour les premières et par amitose pour les dernières. Chez celles-ci, la division présente plutôt les caractères d'une fragmentation du noyau avec dégénérescence du plasma de la cellule. Les granulations de *Scolopendrella* présentent, suivant **Schmidt**, une grande ressemblance avec celles de *Phalangium*, ainsi qu'il a pu le constater sur les préparations de **Birula**. Les amas formés par les granulations et par les spermatozoïdes sont d'abord séparés et localisés dans les lieux de leur formation, mais finissent par se mêler dans les stades ultimes de la spermatogenèse, ce qui détruit l'aspect régulier que le contenu du testicule présentait au début du processus. Quant au rôle physiologique joué par les granulations, **Schmidt** pense qu'elles servent à entourer les spermatozoïdes et à protéger ceux-ci mécaniquement contre l'influence des agents extérieurs nuisibles, en même temps qu'à y entretenir un certain degré d'humidité, la fécondation s'opérant, en l'absence d'organes copulateurs et de spermatophores, par contact direct du sperme avec les œufs pondus [1].

Chez une autre petite espèce de Myriapode inférieur, *Pauropus*, également étudiée par **Schmidt**, le testicule renferme aussi des cellules spermatogènes, à noyau petit et sphérique, et des cellules folliculaires ou glandulaires, à noyau plus gros et ovalaire, légèrement granuleux; ces deux sortes de cellules occupent des régions distinctes de testicule. A l'époque de la maturité sexuelle, on trouve dans le sperme, au lieu des petites granulations que nous avons décrites chez l'espèce précédente, des masses plus ou moins volumineuses, très colorables, d'une substance homogène, qui sont probablement un produit de sécrétion des cellules glandulaires, et jouent dans la spermatogenèse un rôle analogue à celui des granulations du sperme de *Scolopendrella*. Les mêmes masses se retrouvent du reste égale-

1. Ce qui donne de la vraisemblance à cette interprétation du rôle des granules testiculaires, c'est que chez les Galéodides, où les spermatozoïdes sont introduits dans les voies génitales femelles, et jusque dans les ovaires, enfermés dans des spermatophores qui suffisent à les protéger et à les maintenir humides, les cellules folliculaires du testicule ne sont pas, suivant les observations de **Birula**, le siège de cette production de granules qui a lieu chez les espèces dont il est question ci-dessus.

ment dans le sperme de cette dernière espèce, associées aux granules testiculaires; leur origine est restée de même douteuse.

La comparaison de ces faits de spermatogenèse, que nous venons de rapporter d'après les auteurs, avec ceux résultant de nos propres observations sur l'ovogenèse des Arachnides nous conduit à quelques rapprochements intéressants. C'est d'abord l'existence dans l'organe mâle des Aranéides, des Phalangides et des Myriapodes de cellules glandulaires, distinctes des cellules spermatogènes proprement dites, dont la sécrétion se mêle aux spermatozoïdes mûrs, comme nous avons vu celle des cellules épithéliales de l'ovaire se mélanger aux œufs contenus dans l'utérus au temps de la maturité de ces derniers. De même que dans le testicule, cette sécrétion ovarique se produit, chez les Aranéides, sous la forme de petits granules ou globules libres, et a pour siège les cellules épithéliales. Ces globules présentent à la vérité une structure plus complexe que les granules testiculaires, car nous y avons décrit un élément intérieur qui, en raison de son affinité pour les matières colorantes, m'a paru d'origine nucléaire ou nucléolaire, ce qui donnerait au globule entier la signification d'une petite cellule. Nous avons vu que telle était aussi la signification que **Birula** et **P. Schmidt** assignent aux granules observés par eux dans le testicule des Arachnides et des Myriapodes, et qu'ils décrivent comme provenant des divisions successives des cellules folliculaires (granulogènes) du testicule. Quant à la division des globules des Araignées, par un clivage régulier, en 2, 4 et un plus grand nombre de fragments, telle qu'on l'observe si nettement chez *Meta segmentata*, on n'a rien signalé de pareil dans les granules testiculaires. On ignore aussi leur nature au point de vue de la composition chimique. Chez les Araignées en particulier, il serait intéressant de rechercher s'ils sont constitués par de la substance soyeuse ou fibroïne comme le sont les globules de l'organe femelle. Mais les phénomènes de la spermatogenèse sont encore si mal connus chez les Arachnides et les Myriapodes qu'on peut conserver l'espoir de trouver d'autres points de ressemblance entre ces éléments dans les deux sexes.

Pour ce qui est des autres Invertébrés, on a décrit dans divers groupes des cellules qui se transforment en spermatozoïdes, ou spermatogonies, et d'autres cellules qui ne subissent pas (au moins au même moment) cette transformation. Ces dernières cellules ont reçu les différentes dénominations de cellules folliculaires, cellules de soutien, cellules basales ou marginales (Stützzellen, Basalzellen, Randzellen). Elles sont fréquemment décrites comme des cellules de remplacement (Ersatzzellen), destinées à se transformer ultérieurement en spermatogonies. Or **vom Rath**[1] a montré chez l'Écrevisse que ces cellules marginales n'ont aucun rapport avec la spermatogenèse ni avec la régénération des cellules séminales, mais qu'au moment de la spermatogenèse elles se multiplient d'une manière active par amitose, puis dégénèrent et se transforment en une masse muqueuse qui se mêle au sperme. Elles paraissent donc remplir ici le même rôle que les cellules granulogènes des Arachnides et des Myriapodes, c'est-à-dire celui de cellules nutritives, sauf la différence résultant de l'état physique du produit de leur transformation.

Chez les Vertébrés, et notamment les Mammifères, les recherches modernes sur la spermatogenèse nous ont familiarisés depuis longtemps avec l'existence dans le testicule de deux sortes de cellules, savoir des cellules spermatogènes (cellules germinatives, cellules séminales primitives, spermatogonies) et des cellules épithéliales (cellules de Sertoli, cellules de soutien). Ces dernières correspondent aux cellules folliculaire des Arachnides et des Myriapodes en ce qu'elles remplissent comme ces dernières à l'égard des spermatozoïdes en voie de développement un rôle de protection et de nutrition. Elles contractent une connexion substantielle intime, décrite sous le nom de copulation (**Balbiani**, **Benda**, **von Ebner**), avec les cellules séminales (spermatides), et forment avec celles-ci les spermatoblastes dans lesquels se développent les filaments spermatiques. **Von Ebner** va jusqu'à admettre que les spermatoblastes sont les agents d'une circulation active de matériaux nutritifs qui, sous la forme

1. Otto vom Rath, Ueber die Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Hoden. *Zoolog. Anzeiger*, XVI. Jahrg., 1890, p. 331, 342, 355.

de globules graisseux et de granules colorables, sont tour à tour excrétés et repris par les spermatoblastes pour être transmis aux diverses générations de spermatozoïdes qui se développent en connexion avec eux [1]. Si cette conception de **von Ebner** est exacte, les spermatoblastes, ou plutôt les cellules de Sertoli du testicule des Mammifères devront être considérées comme des cellules glandulaires d'une espèce particulière remplissant un rôle analogue à celui des cellules folliculaires du testicule des Invertébrés [2].

IV

Considérations générales.

De ce qui précède, on peut conclure d'une part, qu'il existe dans le testicule d'un certain nombre d'animaux, tant Vertébrés qu'Invertébrés, des cellules glandulaires chargées de sécréter une substance qui, sous la forme de granules ou de granulations, se mêle au sperme pour servir à la nutrition des spermatozoïdes; d'autre part, que les globules dont j'ai décrit, dans la première partie de ce travail, la nature et le mode de formation dans l'appareil femelle des Aranéides peuvent être considérés comme les homologues des petits éléments testiculaires. Cette homologie me paraît ressortir tant de la forme de globules ou de granules qu'affecte le produit de la sécrétion ovarique et testiculaire, que de l'identité des éléments qui lui donnent naissance, éléments qui sont dans les deux sexes les cellules épithéliales

1. V. v. Ebner, Zur Spermatogenese bei den Säugethieren. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXXI, 1888, p. 236.

2. Ces excrétions granuleuses des spermatoblastes ont été observées, en outre de **von Ebner**, par un grand nombre d'autres auteurs, par **Neumann**, **Sertoli**, **Renson**, **H. Brown**, **Benda**, etc. **Flemming**, chez la Salamandre, a vu des granulations semblables à l'extrémité des faisceaux spermatiques et entre les filaments encore renfermés dans leur kyste de développement; il les croit formés de chromatine et ne se prononce pas sur leur origine (Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatosomen bei Salamandra maculosa. *Arch. f. mikr. Anat.*, t. XXXI, 1887, p. 71). Quelques auteurs pensent que ces granulations ne sont que des produits de dégénérescence du protoplasma et du noyau des cellules testiculaires, analogues à ceux qui dans les follicules de Graaf résultent de la dégénérescence chromatolytique des éléments du follicule (Voy. **Henneguy**, Recherches sur l'atrésie des follicules de Graaf. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, t. XXX, 1894, p. 1).

ou folliculaires de l'organe sexuel. Il est vrai que le rôle physiologique de cette sécrétion n'est pas le même dans la glande mâle et la glande femelle, car, tandis que, comme nous l'avons dit, elle paraît constituer dans la première une réserve alimentaire qui disparaît plus ou moins promptement, dans la dernière elle persiste au contraire pendant toutes les phases de l'ovogenèse et est évacuée au dehors avec les œufs mûrs au moment de la ponte. On peut expliquer cette différence par les conditions de l'ovogenèse chez les Aranéides. Il suffit de rappeler ici que les œufs chez ces animaux se forment et se développent dans des follicules extérieurs ou poches de la paroi épithéliale de l'ovaire, que cette poche renferme à sa base un amas de cellules résultant d'une prolifération locale de l'épithélium, et que les matériaux nutritifs élaborés par ces cellules sont immédiatement absorbés par l'ovule qui se trouve en contact avec elles. Dans les cellules épithéliales qui ne se sont pas évaginées de la sorte, et qui n'ont par conséquent pas d'ovules à nourrir, la sécrétion glandulaire ne s'en fait pas moins, comme dans les cellules folliculaires, et le produit est excrété sous forme de globules qui tombent dans la cavité de l'ovaire. J'ai montré précédemment l'analogie que présente le mécanisme de cette sécrétion avec celle des glandes séricigènes, et l'identité de composition chimique du produit de sécrétion dans les deux sortes de cellules glandulaires. Quant à la cause pour laquelle les substances grasses et albuminoïdes, qui forment d'ordinaire la sécrétion des cellules épithéliales de l'ovaire, sont remplacées ici par la fibroïne des sécrétions séricigènes, elle est difficile à indiquer. Faut-il l'expliquer par ce fait que les substances précédentes ne peuvent être utilisées pour la formation du vitellus, et que les cellules chargées de les produire sont employées comme succédanées des glandes accessoires femelles et modifient la nature de leur sécrétion en produisant de la fibroïne servant comme un simple ciment qui réunit les œufs à l'intérieur du cocon? Nous avons d'ailleurs déjà dit que cette sécrétion des cellules épithéliales pouvait manquer chez quelques espèces d'Aranéides, par exemple la Tégénaire domestique. Nous avons vu aussi que chez celles où on l'observe, comme chez *Epeira*

et *Meta*, elle n'était pas limitée à l'ovaire, mais que l'épithélium tout entier des voies efférentes femelles, des oviductes et de l'utérus, prenait part à cette sécrétion. Or, comme chez la plupart des animaux c'est dans ces derniers organes qu'est localisée la production des substances ou formations adventices qui se surajoutent à l'œuf ovarien, il faut admettre que chez les espèces dont nous parlons, les cellules épithéliales de l'ovaire, devenues inutiles pour la formation du vitellus, participent par une sorte de changement de rôle aux fonctions ordinairement dévolues aux cellules épithéliales des voies efférentes femelles. En d'autres termes, on peut considérer dans l'appareil femelle le travail ovogénique comme concentré tout entier dans les follicules ovigères, tandis que tout le reste, y compris le sac ovarique, fonctionne comme un organe glandulaire accessoire [1].

Les plaquettes chitineuses jaunes des œufs des *Phalangides*, dont nous nous sommes occupé dans la seconde partie de ce travail, ont une tout autre signification que les globules soyeux des Aranéides dont il vient d'être question. Ils n'ont de commun avec ces derniers que d'être extérieurs à l'œuf, à la surface duquel ils sont appliqués. Mais ni par leur forme, ni par leur composition chimique, ni par le lieu et le mode de formation, ils ne constituent des éléments homologues aux globules des Araignées. Nous avons vu en effet qu'ils sont formés de chitine et non de fibroïne comme ces derniers; que l'ovaire ne prend aucune part à leur formation, et qu'ils sont exclusivement produits par les oviductes et l'utérus comme des particules excrétées des cellules épithéliales de ces conduits se réunissant pour former des corps plus volumineux qui se déposent à la surface des œufs avec l'exochorion. Ce sont par conséquent de simples produits des voies efférentes femelles comme ceux qui forment les enveloppes chitineuses de l'œuf, mais qui, au lieu de constituer comme ces dernières des membranes continues autour de l'œuf, se présentent sous l'aspect de petites lamelles isolées, sans continuité entre elles. On peut les comparer jusqu'à un certain point à d'autres productions chitineuses,

1. On sait, en effet, que chez les Aranéides les œufs, après avoir mûri dans les follicules, pénètrent dans le sac ovarique pour passer dans les oviductes.

formées de particules discontinues à la surface des membranes tégumentaires, telles que celles formant les écailles épidermiques d'un grand nombre d'Arthropodes.

La particularité la plus intéressante des plaquettes de l'exochorion de l'œuf de *Phalangium* est leur mode de formation. Ils se forment en effet par un processus tout à fait spécial qui n'a pas encore été observé pour les productions chitineuses des Arthropodes, le chorion de l'œuf et autres membranes cuticulaires. On attribue en effet généralement la formation de celles-ci à une sécrétion de la couche cellulaire sous-jacente, ou matrice, dont elles se séparent ensuite comme des membranes indépendantes et isolées. Un second mode de formation plus rare est celui où la production chitineuse se fait non à la surface des cellules, mais dans leur intérieur même, par une transformation directe du protoplasma de la cellule épithéliale en chitine : c'est celui qui a été observé et décrit par **Korschelt** pour la formation des appendices filamenteux du chorion de l'œuf de certains Hémiptères aquatiques (*Nepa* et *Ranatra*) [1]. Enfin, un troisième mode est celui que nous avons indiqué pour les plaquettes chitineuses de l'œuf de *Phalangium*, et qui a lieu, comme nous l'avons décrit précédemment en détail, par une excrétion de petites particules du protoplasma des cellules épithéliales se réunissant en masses plus volumineuses qui se chitinisent.

Korschelt regarde les deux premiers processus de production chitineuse comme essentiellement différents l'un de l'autre. Cette différence est en effet évidente si l'on accepte l'opinion la plus commune, d'après laquelle la chitine ne serait qu'un produit d'excrétion des cellules épithéliales, mais elle disparaît si l'on adopte la manière de voir de quelques auteurs sur le mode de formation de la chitine. **Anton Schneider**, le premier [2], puis

1. Korschelt, Die Bildung des Chorions bei einigen Wasserwanzen. *Zool. Anz.*, 1884, n° 176, p. 500. — Ueber die Bildung des Chorions, der Micropylen und Chorionanhänge bei den Insekteneiern. *Nova Acta Leop.-Carol.*, t. LI. 1887. — Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. XLV, 1887, p. 327.

2. Du moins pour les Nématodes, en se fondant sur ce que, après la dernière mue, ces Vers s'accroissent du double et du triple, d'où l'auteur conclut : « Wir können also die Cuticularschicht nicht, wie es wohl bei den Arthropoden möglich ist, als ein von der subcutanen (chitinogenen) Matrix abgelöstes

Tullberg[1] et **J. Chatin**[2] ont soutenu en effet que le processus chitinogène n'est qu'une différenciation chimique du protoplasma des cellules épithéliales, et non une sécrétion s'opérant à la surface libre de ces cellules, comme on le croit généralement depuis **Leydig** (1849-1850). En admettant la réalité de cette explication, il est facile de voir que non seulement les deux premiers modes de chitinisation que nous avons indiqués rentrent facilement l'un dans l'autre, mais que l'on peut y comprendre aussi le troisième mode, c'est-à-dire celui d'après lequel se forment les plaques chitineuses de l'exochorion des Phalangiens[3]. Ces animaux sont jusqu'ici les seules espèces chez lesquelles ces phénomènes aient été observés. Maintenant que l'attention a été appelée sur ces particularités de leur ovogenèse, peut-être parviendra-t-on à les découvrir sur un plus grand nombre de types, mais il peut sembler surprenant que depuis que les espèces les plus communes ont été étudiées au point de vue de leurs phénomènes reproducteurs par des observateurs tels que **Menge**, **Lubbock**, **Tulk**, **de Graaf**, **Loman**, **Rössler**, **Henking**, les faits décrits dans ce travail aient pu leur échapper. Il est vrai qu'ils ont moins d'intérêt pour l'histoire de la génération que pour celle des sécrétions cellulaires en général. Sous ce dernier rapport, ils constituent une contribution intéressante à l'histoire de la formation des parties adventices de l'œuf chez les Arthropodes.

Gebild, Secret, betrachten, sondern sämmtliche Schichten der Haut stehen noch in einem lebendigen Zusammenhange » (A. Schneider, Monographie der Nematoden, 1866, p. 216.)

1. Tycho Tullberg, Studien über den Bau und das Wachsthum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen, Stockholm. 1882.

2. J. Chatin, Sur l'origine et la formation du revêtement chitineux chez les larves des Libellules, *Comptes rendus*, t. CXIV, 1892, p. 1135. — Id. La cellule animale. 1892, p. 166.

3. Sans insister autant que l'ont fait **Tullberg** et **Chatin** sur le mode de formation de la chitine, j'avais décrit, d'une façon presque analogue, la formation du revêtement chitineux de la valvule cardiaque du Cryptops : « Dans leur partie libre, sous-cuticulaire, les cellules du renflement épithélial sont plus ou moins confondues entre elles et comme infiltrées d'une substance homogène et réfringente, qui paraît être de la substance cuticulaire non encore chitinisée ; elle se dissout dans une solution de potasse caustique et absorbe les matières colorantes avec plus de facilité que la chitine parfaitement formée. (Balbiani, Études anatomiques et histologiques sur le tube digestif des Cryptops. *Arch. de Zool. expér. et gén.* ; 2e série, t. VIII, 1890, p. 28.)

Résumé.

Les faits principaux consignés dans ce travail peuvent être résumés dans les propositions suivantes :

Dans l'appareil génital femelle d'un grand nombre d'Aranéides il se fait une sécrétion sous forme de petits globules, qui remplissent les cavités de cet appareil et sont expulsés par la ponte avec les œufs, à la surface desquels on les retrouve ; ce sont eux qui donnent aux œufs de quelques espèces l'aspect velouté qu'on a comparé à la *fleur* de certains fruits.

Ces globules ont tous les caractères chimiques de la *fibroïne* qui forme la partie essentielle de la soie des Bombycides et des Araignées ; ils sont produits par les cellules épithéliales qui tapissent toute la surface interne de l'appareil femelle, l'ovaire, les oviductes et l'utérus, mais principalement par celles du premier de ces organes.

Dans l'ovaire, toutes les cellules épithéliales, sauf celles qui se sont invaginées dans les follicules ovariques et qui sont par suite les cellules nourricières des œufs, prolifèrent et se transforment en bouquets épithéliaux servant à la sécrétion de la matière soyeuse.

Dans les oviductes et l'utérus, les cellules subissent la même transformation pour devenir des cellules séricigènes.

Les globules soyeux sont des corpuscules solides, de taille très inégale, formés d'une partie corticale dense, homogène et réfringente, ayant peu d'affinité pour les matières colorantes, et d'une partie centrale vésiculeuse, sphérique ou polygonale, se colorant fortement par ces matières ; cette partie centrale dérive probablement du noyau ou du nucléole de la cellule sécrétante. Une mince membrane d'enveloppe, se teignant de même, s'observe en outre souvent à la périphérie du globule.

Par l'effet des réactifs ou de la compression, mais souvent aussi à l'état frais et spontanément, les globules soyeux subissent une sorte de clivage plus ou moins régulier, qui les divise en 2, 3, 4 ou un plus grand nombre de segments égaux ou inégaux, lesquels restent tantôt en contact, tantôt se

séparent les uns des autres, tandis que le corps central nucléiforme reste indivis et isolé entre les segments, ou plus rarement se divise avec le globule. Il se présente alors sous l'aspect d'une vésicule sphérique ou étoilée dont les prolongements pénètrent dans les intervalles des segments du globule.

Les globules de l'appareil femelle des Aranéides ont probablement pour éléments homologues de l'appareil mâle des granules, dont quelques auteurs ont signalé l'existence dans le testicule de certaines Arachnides (Aranéides et Phalangides). Ces granules se formeraient dans des cellules particulières de l'épithélium du testicule, dites cellules granulogènes, par opposition avec les cellules spermatogènes proprement dites, pour se mêler après leur mise en liberté avec les spermatozoïdes auxquels ils serviraient de protection et de nourriture. Les globules de l'organe femelle, au contraire, ne jouent que le rôle d'un simple ciment servant à maintenir les œufs réunis dans le cocon.

Les œufs pondus de quelques Phalangiens (*Ph. cornutum*, *Ph. parietinum*, etc.) offrent à leur surface une couche formée de corpuscules isolés, disposés irrégulièrement, dont la nature, l'aspect et le mode de formation sont tout à fait différents des globules précédents des œufs des Aranéides. Ils sont constitués par de petites plaques minces, généralement ovalaires, teintes en jaune par une matière colorante qui disparaît par l'action de certains réactifs. Ces plaquettes sont formées de chitine comme les deux membranes de l'œuf, le chorion et l'exochorion; elles se forment exclusivement dans les oviductes et l'utérus par l'excrétion de particules de protoplasma des cellules épithéliales de ces conduits et leur fusion en masses plus volumineuses qui se chitinisent. Ces éléments manquent chez certaines espèces, par exemple *Leiobunum hemisphæricum*. Leur usage est inconnu; on peut admettre qu'ils servent à renforcer les enveloppes extérieures de l'œuf.

Explication des figures des planches I et II.

FIG. 1. — Coupe d'un lobe de l'ovaire d'un individu adulte d'*Epeira diadema*. On voit à la face externe de la coupe quelques follicules, *fo*, contenant de jeunes ovules, et à l'intérieur les amas de petits globules soyeux, *g*, sécrétés par les cellules épithéliales, *ep*. Gross. 240.

FIG. 2. — Portion plus grossie de la paroi de l'ovaire montrant les fascicules cellulaires ou bouquets épithéliaux qui s'élèvent à la face interne de la paroi, et les amas *g* de globules sécrétés par les cellules épithéliales, *ep*; *me*, couche de fibres musculaires externes; *mi*, couche de fibres musculaires internes.

FIG. 3. — Un des bouquets épithéliaux encore plus fortement grossi. A sa base s'élèvent quelques cellules épithéliales simples, jeunes cellules de remplacement, surgissant de la couche protoplasmique nucléée placée au fond de l'épithélium.

FIG. 4. — Coupe transversale oblique de l'abdomen d'une femelle adulte d'Epéire diadème, pratiquée à la hauteur des poumons, *p*, *p'*; la coupe passe à travers deux lobes de l'ovaire, *ov*, *ov'*, communiquant avec les oviductes, *od*, *od'*, qui se réunissent inférieurement pour former l'utérus, *u*; leurs parois présentent, surtout au côté interne, de nombreux replis formés par l'épithélium sécréteur des globules soyeux. Gross. 40.

FIG. 5. — Portion plus grossie d'une coupe longitudinale d'un oviducte vers le point où il s'abouche dans l'utérus; l'épithélium forme à sa face interne de nombreux replis saillants couverts de globules sécrétés. Gross. 120.

FIG. 6. — Coupe des oviductes, *od*, *od'*, et de l'utérus, *u*, d'un Epéire diadème, passant par la partie moyenne de ces organes. On voit que l'épithélium montre sur la paroi inférieure de l'utérus la même disposition fasciculée que dans l'ovaire, et que sa surface est couverte, dans toute son étendue, de nombreux globules soyeux sécrétés. Gross. 240.

FIG. 7. — Groupe de cellules épithéliales de l'utérus, vues sous un grossissement plus fort que dans la figure précédente; entre les fascicules cellulaires couverts de leur produit de sécrétion globulaire se voient de nombreuses cellules épithéliales simples ou cellules de remplacement.

FIG. 7 A. — Quelques globules de sécrétion plus grossis, divisés en deux ou en quatre segments.

FIG. 8. — Coupe d'un lobe de l'ovaire d'une femelle adulte de *Meta segmentata*. L'épithélium est formé par places de cellules cylindriques simples, *ep'*, et de cellules fasciculées ou bouquets épithéliaux *ep*; les globules *g* sécrétés par l'épithélium sont relativement volumineux, très inégaux de taille, et un grand nombre se sont fendus par une sorte de clivage en deux, trois ou quatre segments, qui tantôt sont restés en place, tantôt se sont séparés et éloignés les uns des autres. Gross. 240.

Fig. 9. — Portion plus grossie de la paroi d'un ovaire de *Meta*. On voit à l'intérieur de plusieurs globules, *g*, le corpuscule central vésiculeux, à contour anguleux, coloré par la safranine; *ep*, *ep'*, épithélium composé de hautes cellules cylindriques simples ou de fascicules cellulaires; *n*, noyau de ces cellules. Gross. 340.

Fig. 10. — Groupe de globules soyeux, observés à l'état frais, dont quelques-uns des plus gros présentent des sillons superficiels, indice de leur division en deux ou trois segments. Cette figure montre bien la grande inégalité de taille des globules dessinés tous au même grossissement de 645 fois.

Fig. 11. — Région de l'ovaire d'un *Meta*, dans laquelle les cellules épithéliales, après avoir sécrété de nombreux globules volumineux, ont dégénéré en une couche informe où l'on n'aperçoit plus les limites cellulaires, et çà et là seulement un noyau; des parcelles irrégulières, inégales, du protoplasma des cellules désagrégées sont répandues entre les globules et les segments isolés provenant de leur division. Ces parcelles ainsi que le protoplasma pariétal sont fortement colorés par la safranine, qui a teint aussi le corpuscule central dans quelques globules; plusieurs de ceux-ci sont profondément enchâssés dans la couche pariétale, ce qui est peut-être l'effet du resserrement produit sur les tissus par le réactif (liquide de Flemming) qui a servi à les fixer.

Fig. 12. — Quelques globules isolés de la même région de l'ovaire de *Meta*, grossis près du double de la figure précédente. On voit plusieurs des aspects sous lesquels les globules se présentent dans les préparations fixés par le liquide de Flemming et bien colorés par la safranine, qui ne teint que le corpuscule central. Les segments globulaires et le corpuscule central sont représentés en place dans leurs situations réciproques pour chaque globule. (Voir le texte pour la signification des lettres.)

Fig. 13. — Fragment de la paroi d'une glande séricigène de *Meta segmentata*, destinée à montrer que la matière soyeuse ou fibroïne se forme dans l'intérieur des cellules épithéliales de ces glandes sous l'aspect de globules homogènes inégaux, comme les globules de même substance dans les cellules épithéliales de l'ovaire, mais tandis que les premiers s'incorporent au fur et à mesure de leur formation au cylindre de soie que renferme la lumière de la glande, les globules ovariques restent libres et isolés dans la cavité de l'ovaire.

Fig. 14 (et la suivante, v. pl. II). — Œuf pondu entier, à l'état frais, grossi seize fois, de *Chiracanthium lapidicolens*. A ce faible grossissement, la couche de globules qui recouvre sa surface fait apparaître celle-ci comme finement granuleuse.

Fig. 15. — Portion plus grossie de la surface d'un œuf pondu frais, de la même espèce; tous les globules présentent un fin point ombilical plus obscur; plusieurs offrent une trace de segmentation, et l'un d'entre eux, allongé, étranglé en son milieu, semble en voie de segmentation, tandis que cet aspect n'est dû qu'à un accolement intime de deux globules. Gross. 200.

Fig. 16. — Coupe du chorion et de l'exochorion d'un œuf de *Chiracanthium*. On voit à la surface de cette dernière membrane une rangée de globules dont le corpuscule central est coloré par la safranine.

Fig. 17. — Deux globules de cette rangée, très grossis, montrent comment la fixation sur l'exochorion a lieu par une sorte de pédoncule gros et court.

Fig. 18 — Portion de l'exochorion d'un œuf de *Chiracanthium*, traitée par une solution de potasse caustique à 20 p. 100, et colorée par la safranine. Au début, le réactif fait apparaître des couches concentriques en nombre variable dans la partie périphérique des globules, et sur quelques-uns la couche la plus externe paraît divisée en petits fragments radiaires, tandis que dans sa partie interne entourant le corpuscule central, le globule paraît vide par suite de la dissolution de sa substance; ce corpuscule, non encore attaqué par le réactif, est fortement coloré par la safranine, ainsi que la membrane d'enveloppe du globule. Gross. 650.

Fig. 19. — Action plus prolongée de la potasse sur les globules, dont la substance (fibroïne) a entièrement disparu, dissoute par le réactif; la membrane d'enveloppe et le corpuscule central persistent encore et deviennent bien visibles après coloration par la safranine. Les petits espaces ronds, à contour également coloré, qu'on aperçoit entre les globules, sont les empreintes laissées sur l'exochorion par la chute des globules (comp. les fig. 16 et 17).

Fig. 20. — Montrant les modifications successives des globules dans la liqueur de Schweizer. A, début de l'action du réactif faisant apparaître des couches concentriques dans la substance du globule, par suite de l'inégale solubilité des diverses parties de cette substance; B, action plus énergique; toute la fibroïne est dissoute et il ne reste que le corpuscule central et la membrane d'enveloppe; C, les globules vus en place sur une partie de la surface de l'œuf ne possèdent plus que leur membrane d'enveloppe, qui finit elle-même par disparaître. Le corps central, entièrement dissous, laisse voir à sa place un petit espace rond qu'il masquait, et qui marque le point d'attache du globule à la surface de l'œuf; d'autres espaces semblables d'où les globules se sont détachés sont vus entre les globules restés en place.

Fig. 21 (et suivantes, v. pl. II). — Fragments de filaments de soie d'un cocon de *Chiracanthium lapidicolens* : les uns, A, à l'état naturel, grossis de 400 à 500 fois; les autres, B, colorés par le bleu de méthylène; d'autres enfin, C-H, plus ou moins gonflés par la liqueur de Schweizer, puis colorés par le bleu de méthylène. Plusieurs de ces derniers fragments montrent la couche corticale, analogue au grès du brin de soie de Bombyx, plus fortement colorée, et la partie centrale, correspondant au cylindre de fibroïne de ce dernier, plus faiblement colorée après décoloration par l'alcool. Dans C et H, la couche s'est légèrement soulevée au-dessus du cylindre central par l'action du réactif. Ces figures, comparées à celles des globules soyeux de la figure 12, sont destinées à montrer l'analogie de structure qui existe entre ces globules et les filaments de soie.

Fig. 22. — Fragments de filaments de soie du même cocon que ceux de la figure précédente, après une action plus énergique de la liqueur de Schweizer, suivie de coloration par le bleu de méthylène et décoloration par l'alcool. Le cylindre central de fibroïne a presque entièrement disparu par dissolution ; la couche corticale, plus persistante et plus fortement colorée, s'est diversement plissée et tordue sur elle-même.

Fig. 23. — Œuf pondu de *Phalangium cornutum*, quelques heures après la ponte; toute sa surface est recouverte de plaquettes chitineuses jaunes. Gross. 50.

Fig. 24. — Coupe optique d'un œuf pondu de la même espèce; *ex*, exochorion recouvert des plaquettes jaunes; *ch*, chorion; *v*, vitellus. Même grossissement que le précédent.

Fig. 25. — Lambeaux du chorion, *ch*, et de l'exochorion, *ex*, d'un œuf de *Ph. cornutum*, obtenus par dilacération à l'état frais. Gross. 240.

Fig. 26. — Lambeaux des mêmes membranes d'un œuf d'*Opilio* sp. (*leucophæus?*), *ch*, chorion très épais; *ex*, exochorion finement vermiculé à sa surface, soulevé artificiellement au-dessus du chorion. Même grossissement que pour la figure 25.

Fig. 27. — Coupe de l'oviducte d'un *Phalangium cornutum*, pratiquée en deçà de la poche ovigère. On voit au centre de la coupe un œuf, *ov*, entouré de son chorion, *ch*, soulevé sur une moitié de la surface de l'œuf; en haut et en bas, un amas de mucus contenant de petites plaques chitineuses, *pl*, commence à s'étendre sur la surface de l'œuf pour former l'exochorion. Gross. 40.

Fig. 28. — Portion très grossie d'une coupe transversale de la paroi de l'oviducte, pratiquée en deçà de la poche ovigère (utérus); *me*, couche de fibres musculaires externes; *mi*, couche de fibres musculaires internes; *ep*, épithélium sécrétant les plaquettes chitineuses, *pl*, colorées ici par le violet de gentiane; *ov*, portion d'un œuf contenu dans l'oviducte; *ch*, son chorion sur lequel va se déposer la masse muqueuse, *mq*, avec les plaquettes chitineuses qu'elle renferme pour former l'exochorion; *t*, taches claires arrondies dans la masse muqueuse, formées probablement par les noyaux de cellules épithéliales détruites.

Fig. 29. — Coupe longitudinale oblique de la portion de l'oviducte placée au delà de la poche ovigère. La coupe n'intéresse qu'un des replis du long canal que forme cette portion de l'oviducte (vagin?), et dans son intérieur on aperçoit deux amas, *pl*, *pl*, formés par les plaques chitineuses destinées à être évacuées avec les œufs; *ep*, épithélium en voie de dégénérescence de l'oviducte. Gros. 100.

N. B. — Dans ces deux dernières figures, les plaquettes chitineuses, afin de les faire mieux ressortir, sont proportionnellement plus grossies que la figure entière.

MORPHOLOGIE ET DÉVELOPPEMENT

DES

VAISSEAUX LYMPHATIQUES CHEZ LES MAMMIFÈRES

Par L. RANVIER.

PLANCHES III ET IV.

ORIGINE DES VAISSEAUX LYMPHATIQUES; — DÉVELOPPEMENT DES VAISSEAUX LYMPHATIQUES; — ABERRATIONS ET RÉGRESSIONS DES VAISSEAUX LYMPHATIQUES EN VOIE DE DÉVELOPPEMENT; — SUBSTANCE COLLOÏDE MYÉLINOÏDE ÉLABORÉE PAR LES LYMPHATIQUES A L'ÉTAT NORMAL.

Je reproduis dans ce mémoire quatre notes sur les vaisseaux lymphatiques des Mammifères, qui ont été communiquées à l'Académie des sciences en 1896, et j'y ajoute des dessins qui reproduisent les faits les plus importants qui y sont signalés.

Tous les anatomistes savent que les lymphatiques de la peau présentent des culs-de-sac latéraux et terminaux. La question est de savoir si ces culs-de-sac sont la véritable origine des lymphatiques, ou s'il faut la chercher dans des canaux plus petits qui viendraient s'y ouvrir. Je ne veux pas exposer à nouveau l'historique de cette question. On le trouvera dans mon *Traité technique d'histologie* et dans les autres ouvrages similaires.

J'ai fait connaître, dans une Communication antérieure [1], les lymphatiques de la peau de la Grenouille et en même temps établi la distinction qu'il y a lieu de faire entre les capillaires lymphatiques et les troncs lymphatiques, quelle que soit leur grosseur.

1. *Comptes rendus Acad. des Sciences*, 1895, t. CXX, p. 132.

J'ai montré également que les lymphatiques sont toujours situés dans un plan plus profond que les vaisseaux sanguins qui leur correspondent. C'est une loi dont on comprend la signification physiologique, puisque les lymphatiques sont destinés à recueillir des matériaux que les capillaires sanguins n'ont pas pu prendre.

Je rappellerai maintenant les caractères des capillaires lymphatiques. Ils n'ont pas de valvules et leur paroi est formée uniquement de cellules endothéliales denticulées. De l'absence de valvules dans ces vaisseaux, il résulte qu'un liquide pénétrant, introduit dans leur intérieur, se répandra régulièrement dans tout le réseau capillaire sans rencontrer d'obstacle. Si donc ce liquide ne trouvait une issue si facile dans les troncs lymphatiques, une seule piqûre devrait suffire à injecter le réseau capillaire dans une grande étendue, voire sur toute la surface du corps.

On conçoit que l'injection se fera d'autant mieux que les capillaires lymphatiques seront plus larges et qu'elle sera d'autant plus complète que l'on empêchera davantage la pénétration du liquide injecté dans les troncs lymphatiques.

Ces deux conditions peuvent être réalisées dans un organe qui constitue un excellent objet d'étude. Je suis convaincu que tous ceux qui voudront répéter mon expérience abandonneront sans peine les doctrines courantes et adopteront la manière de voir que j'ai déjà exprimée dans ma note sur les lymphatiques de la peau de la Grenouille. Cet objet d'étude est le pavillon de l'oreille du Rat albinos. Les capillaires lymphatiques, y étant très volumineux, s'y injectent par une simple piqûre avec la plus grande facilité, et l'on peut en même temps empêcher le liquide injecté de se perdre dans les troncs lymphatiques en comprimant au moyen d'une pince à pression le pavillon auriculaire au niveau de sa base.

J'emploie, comme liquide d'injection, le bleu de Prusse soluble en solution saturée dans l'eau distillée. Ce liquide très pénétrant, facile à fixer, fournit des préparations très démonstratives. Je me sers, comme instrument de propulsion, d'une seringue en cristal, décrite dans mon Traité technique, munie

d'une canule en platine iridié, que j'ai fait construire par M. Aubry il y a plus de vingt ans, et que connaissent bien tous ceux qui ont travaillé dans mon laboratoire. Cette canule, tout en étant capillaire, a un diamètre relativement grand et sa pointe est aiguisée en biseau court. Elle convient pour cette opération, parce qu'il faut que le liquide pénètre largement dans les capillaires lymphatiques et que ce résultat s'obtient avec d'autant plus de facilité que la canule est plus grosse. La pointe de cette canule ne s'introduit pas du tout dans un lymphatique, comme on serait tenté de le croire. Elle s'arrête dans les mailles du tissu conjonctif, et toujours il se produit autour d'elle une diffusion plus ou moins étendue ; mais, comme il arrive souvent qu'un ou plusieurs capillaires lymphatiques ont été déchirés par le passage de l'instrument ou le simple écartement des faisceaux conjonctifs, ces capillaires se laissent pénétrer à leur tour.

La pièce injectée est détachée, fixée par les réactifs appropriés, déshydratée par l'alcool, éclaircie par le girofle et montée dans le dammar. La préparation que l'on obtient ainsi est très démonstrative. Au voisinage du bord libre du pavillon de l'oreille, les capillaires lymphatiques forment des culs-de-sac simples ou composés, dont l'ensemble est fort élégant. (Pl. III, fig. 1.) Ils n'atteignent pas l'épiderme ; ils en sont distants de 1/10 de millimètre. Leur diamètre est relativement considérable. Il a en moyenne 4/100 de millimètre ; il peut atteindre 5/100 de millimètre. Ce sont là de grandes dimensions pour des canaux capillaires et qui dépassent de beaucoup celles des capillaires sanguins. Jamais, à moins qu'il ne se soit produit de diffusion par excès de pression, on ne voit le liquide injecté se répandre au delà de la limite des culs-de-sac terminaux. On ne voit jamais rien des prétendus canaux plasmatiques, canaux du suc ou canalicules qui, d'après certaines conceptions purement théoriques, serviraient d'origine au système lymphatique. Je ne crois même plus à la manière de voir que j'avais adoptée jadis, à savoir qu'à l'état normal les mailles du tissu conjonctif communiquent avec les lymphatiques. En anatomie, rien ne peut prévaloir contre l'observation directe des faits, et lorsque l'on

s'en écarte, quelles que soient les autorités sur lesquelles on s'appuie, on a bien des chances de tomber dans l'erreur.

On ne sait rien ou presque rien sur le développement des vaisseaux lymphatiques. Je rappellerai seulement une vieille observation de **Kœlliker** qui avait conduit son auteur, et avec lui un grand nombre d'histologistes, à une interprétation aujourd'hui bien extraordinaire.

Kœlliker a vu dans l'expansion membraneuse de la queue des têtards, entre les vaisseaux sanguins, des canaux ne contenant pas de sang, terminés par des pointes et munis de pointes latérales. Ces pointes se continueraient avec des cellules conjonctives. Ces cellules seraient creuses et formeraient un réseau canaliculé. De la sorte, le réseau des cellules plasmatiques de **Virchow** serait la véritable origine des lymphatiques. Dans le *Traité d'histologie* de **Leydig**, cette manière de comprendre les choses est formulée plus nettement encore et traduite par une figure qui ne peut laisser subsister aucun doute.

Voici ce qu'il y a à dire de ces anciennes données :

Il n'est pas certain que les lymphatiques de l'expansion membraneuse de la queue des têtards soient des lymphatiques en voie de développement. On peut, en effet, en observer de semblables dans le mésentère de la Grenouille adulte. On les y voit très nettement après les avoir injectés de bleu de Prusse par la grande citerne rétro-péritonéale; de plus, les cellules conjonctives ne sont pas creuses : ce sont des masses protoplasmiques pleines, contenant un noyau. Enfin, les pointes terminales et latérales des lymphatiques de l'expansion membraneuse ne se continuent pas avec les prolongements des cellules conjonctives. Il n'y a donc rien à conserver de l'observation de **Kœlliker** en ce qui regarde le développement des vaisseaux lymphatiques, même chez les Batraciens.

Pour suivre avec fruit le développement des lymphatiques, il fallait choisir un organe où ils fussent faciles à observer et où on leur connût une distribution régulière et une structure bien déterminée. Il m'a semblé que le mésentère avec ses chylifères à direction rayonnée devaient remplir ces conditions. Il fallait

en outre pouvoir se procurer facilement un grand nombre d'embryons à différentes périodes du développement.

Presque chaque jour, dans les abattoirs de Paris, on sacrifie des Truies pleines. On obtient sans difficulté l'utérus de ces animaux avec les embryons qu'il renferme. C'est sur des embryons de Porc qu'ont été faites les recherches que je vais exposer maintenant.

Je notai avec soin la longueur des embryons; c'était, en l'absence de renseignements plus précis, la seule manière d'avoir une détermination approximative de leur âge. Je dis approximative, parce que la longueur des embryons, à une époque déterminée du développement, varie avec la race et la nutrition. Par exemple, dans une portée de dix à douze petits, il n'est pas rare d'en trouver quelques-uns de taille exiguë. On conçoit dès lors que deux embryons de la même taille pourront être à des périodes différentes de développement, et que deux embryons de taille différente pourront avoir le même âge.

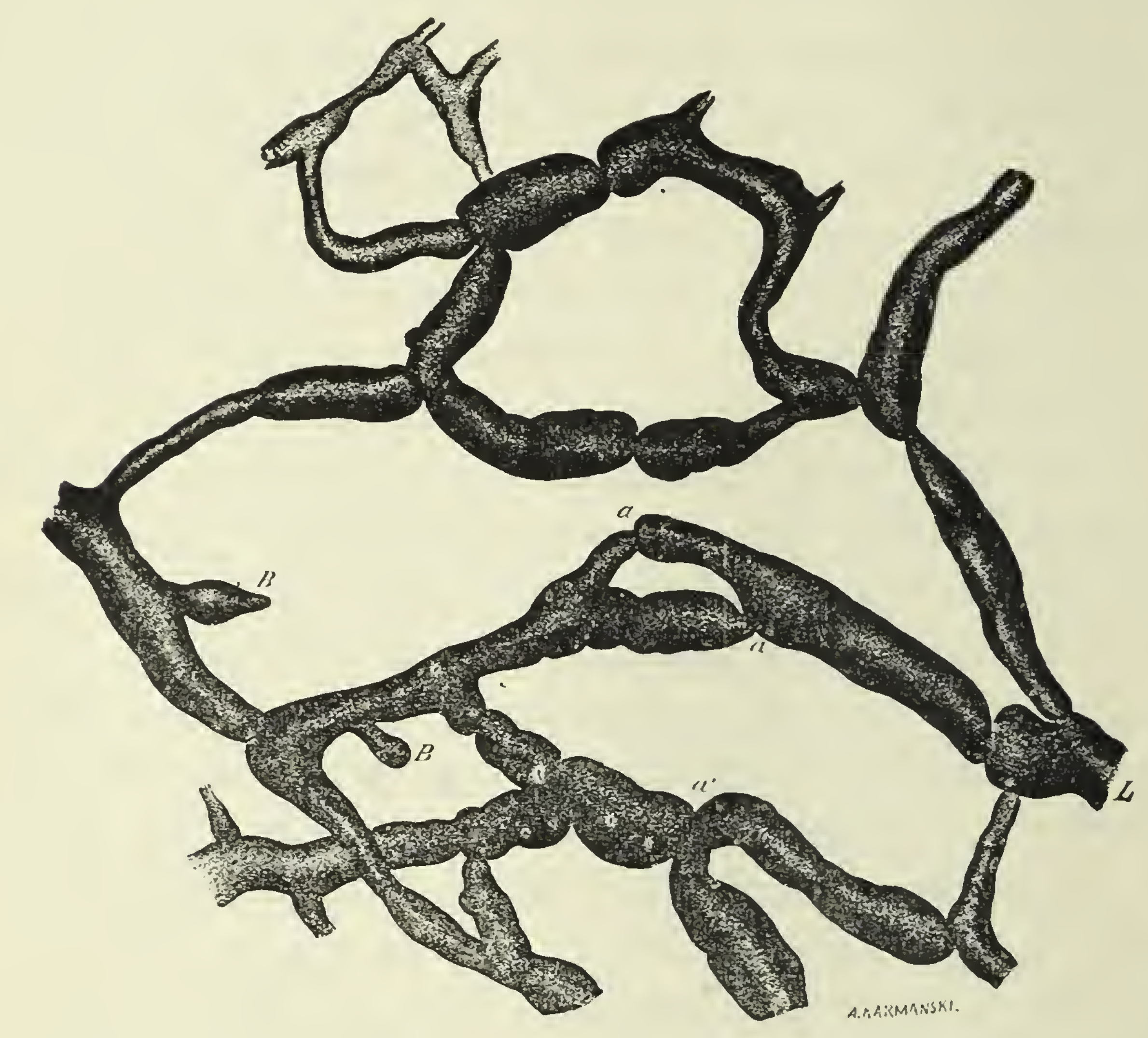
En général, des embryons de Porc ayant moins de 9 centimètres du sinciput à la naissance de la queue n'ont pas encore de vaisseaux lymphatiques. Des injections par piqûres faites à la peau, dans diverses régions du corps, produisent des taches de diffusion; quelquefois elles pénètrent les vaisseaux sanguins, mais jamais elles ne déterminent les dessins caractéristiques des capillaires lymphatiques, tandis que la même expérience, répétée sur des embryons ayant plus de dix centimètres, est toujours couronnée de succès. Je dirai même qu'on obtient ainsi de fort belles préparations des capillaires lymphatiques de la peau; les capillaires montrent des culs-de-sac latéraux et terminaux semblables à ceux du pavillon de l'oreille du Rat.

Les lymphatiques, chez les Mammifères, comme chez les Batraciens, prennent donc leur origine dans un réseau de gros capillaires qui, dans la peau, aussi bien que dans les villosités intestinales, sont munis de culs-de-sac latéraux ou terminaux. Ces culs-de-sac se montrent d'emblée chez l'embryon, avec leurs principaux caractères, et l'accroissement ultérieur du réseau lymphatique semble résulter simplement de leur extension. Cette extension les amène au contact les uns des autres. On

voit alors leur paroi disparaître au point de contact, sans doute par un mécanisme de résorption ; c'est ainsi que se forment les anastomoses et que le réseau capillaire se complète.

Les lymphatiques dont il a été question jusqu'ici sont des capillaires; ils n'ont pas de valvules et *n'en auront jamais.*

Au début de mes recherches, qui ont duré plusieurs années, je pensais autrement. Il me semblait que les valvules pourraient



Porc; embryon de 0 m. 18. — Peau de la face interne de la cuisse; injection des lymphatiques au bleu de Prusse par piqûre.
B, culs-de sac latéraux; *a*, points où des culs-de-sac arrivent au contact et s'ouvrent les uns dans les autres.

bien se former après coup. Conduit par cette première hypothèse, j'ai tenté d'injecter le système lymphatique des embryons du centre à la périphérie par le canal thoracique. Or, dès qu'on peut le reconnaître et l'injecter, par exemple chez des embryons de Porc de dix centimètres, ce canal possède des valvules, et des valvules *suffisantes*, suivant l'expression des physiologistes et des pathologistes.

C'était là un premier point acquis et un point fort important, car, ainsi qu'on le verra plus loin, *les troncs lymphatiques des*

Mammifères, aussitôt qu'on peut les reconnaître, sont munis de valvules.

Il n'est certes pas facile de trouver le canal thoracique d'un embryon de Porc, de l'isoler par la dissection et d'y introduire une canule. On n'y réussit pas toujours, mais on y arrive cependant quelquefois, et cela suffit. Les expériences et les observations dont il me reste à parler sont, au contraire, extrêmement simples.

Pour observer les lymphatiques du mésentère, qui ne sont pas des capillaires lymphatiques, mais bien des troncs lymphatiques, tout comme le canal thoracique (voir, pour la distinction des deux ordres des vaisseaux, mon Traité technique d'histologie et mes notes antérieures), il suffit de détacher une anse intestinale avec la portion du mésentère qui lui correspond, de le traiter par l'acide osmique à 1/100 et de colorer par le picrocarminate d'ammoniaque.

Chez les embryons ayant moins de 9 centimètres, on ne voit rien des lymphatiques du mésentère, pas plus que des lymphatiques de la peau. En général, ils sont formés ou en voie de formation chez les embryons de 10 centimètres. On peut suivre leur développement et leur accroissement chez des embryons plus grands, jusqu'à 15, 16, et même 18 centimètres.

J'estime que la première formation doit se faire très rapidement. Je n'ai pas pu la prendre sur le fait ; mais cela ne paraît pas nécessaire, ou du moins indispensable, car à côté de chylifères tout formés, allant directement de la base du mésentère à l'intestin, il en est d'autres qui se terminent par des culs-de-sac ou par des bourgeons.

Un plus grand nombre encore présentent soit des culs-de-sac, soit des bourgeons latéraux. On peut presque toujours observer quelques-uns de ces derniers, même lorsque le premier développement est achevé. C'est déjà une observation bien instructive que celle des chylifères tout formés de l'embryon. Elle conduit à reconnaître que ces vaisseaux sont composés de segments, *segments intervalvulaires*, et que chacun de ces segments, qui semble constituer une unité organique, doit avoir un développement indépendant.

Les valvules qui séparent les segments sont déjà organisées de telle sorte qu'elles permettent la circulation de la périphérie au centre et empêchent tout reflux du centre à la périphérie. Elles s'établissent d'emblée et au fur et à mesure que se forme et se développe chaque segment intervalvulaire. Cela résulte des faits que je vais exposer maintenant.

Je ne peux pas entrer ici dans tous les détails que l'on peut observer dans mes nombreuses préparations. Je dois m'en tenir seulement aux plus simples et à la formule embryologique qu'ils comportent.

Il se forme à l'extrémité ou sur le côté d'un segment intervalvulaire un bourgeon cellulaire plein d'abord; le bourgeon s'accroît et il y apparaît une lumière. C'est là la première ébauche d'un nouveau segment intervalvulaire. La lumière, une fois formée, continue de s'agrandir par suite de l'accumulation d'un liquide sécrété par les cellules des bourgeons. Ce liquide refoule, dans le segment attenant au bourgeon, les cellules endothéliales qui occupent le col de celui-ci. Leur ensemble figure alors une élégante collerette, qui n'est autre chose que l'ébauche d'une valvule.

C'est ainsi que des bourgeons édifiés dans un segment intervalvulaire deviennent des segments intervalvulaires qui à leur tour donneront naissance à des bourgeons. C'est ainsi que les lymphatiques croissent des centres à la périphérie. C'est ainsi que les valvules s'ouvrent nécessairement de la périphérie au centre.

Ce sont là des faits trop nouveaux pour être aisément compris. Je vais essayer de le faire mieux saisir et du même coup en indiquer la portée générale par une comparaison. On connaît bien les phases essentielles du développement des glandes. Celles-ci apparaissent d'abord sous la forme d'un bourgeon cellulaire plein à la face profonde de l'ectoderme ou de l'endoderme. Ce bourgeon, dont les éléments sont à l'origine semblables à ceux de la couche épithéliale endo ou ectodermique qui lui a donné naissance, s'accroît progressivement et, à une période déterminée de son évolution, se creuse d'une lumière. Plus tard, on distingue dans le bourgeon glandulaire, devenu

glande achevée, des culs-de-sac sécréteurs et des canaux excréteurs.

Les capillaires lymphatiques correspondent à la partie sécrétante de la glande et les troncs lymphatiques aux canaux excréteurs.

En fait, c'est là où je voulais en venir, le système lymphatique peut être considéré comme une immense glande vasculaire, ayant son origine embryologique dans le système veineux et déversant dans les veines son produit de sécrétion. Ce produit de sécrétion est la lymphe [1].

Dans l'exposé que l'on vient de lire j'ai négligé avec intention tous les faits accessoires ou qui me paraissent tels, afin de dégager la question du développement des lymphatiques et de la présenter dans sa plus grande simplicité. On y a vu que les troncs lymphatiques se développent par bourgeonnement. Les bourgeons de ces vaisseaux, constitués d'abord par un amas de cellules endothéliales embryonnaires, se canalisent ensuite et deviennent finalement autant de segments intervalvulaires. Les valvules des troncs lymphatiques s'établissent d'emblée et leur orientation invariable est la conséquence de leur mode de développement.

Les capillaires lymphatiques se forment par des bourgeons analogues ; seulement ces bourgeons sont creux dès l'origine, et c'est de leur simple extension que semble résulter l'accroissement des capillaires et l'édification de leurs anastomoses.

C'est un fait bien curieux que l'affinité des lymphatiques les uns pour les autres et leur aversion pour les vaisseaux sanguins quels qu'ils soient. Jamais, en effet, les lymphatiques ne communiquent avec les vaisseaux sanguins.

La végétation des lymphatiques au moment de leur formation est extrêmement active. Elle dépasse souvent le but à atteindre. Il se produit même des lymphatiques dans des organes où l'on

1. Les physiologistes trouveront peut-être cette supposition paradoxale. Elle paraît cependant bien naturelle, si l'on considère que l'absorption ne diffère guère de la sécrétion que par la direction du mouvement, interne pour l'absorption, externe pour la sécrétion. Dans l'une et dans l'autre, le mécanisme histologique est le même.

ne saurait en saisir la signification fonctionnelle, le grand épiploon par exemple. C'est là une aberration qui est suivie de régression. Voici les faits :

Dans le grand épiploon du Chat nouveau-né, fixé par l'acide picrique et coloré par l'hématoxyline et l'éosine, on observe sans difficulté un grand nombre de lympathiques qui se terminent par des culs-de-sac. Ces lymphatiques suivent les travées vasculaires à côté des artères et des veines. Quelques-uns d'entre eux s'avancent cependant dans les parties les plus minces et les plus transparentes de la membrane. Chez le Chat adulte, et même lorsque l'animal a atteint l'âge de trois mois, le grand épiploon s'étant réticulé, on n'y trouve plus de lymphatiques. Ils paraissent avoir disparu par régression. On reconnaît déjà des traces de celle-ci chez le Chat nouveau-né. En effet, les lymphatiques y revêtent des formes qui ne cadrent pas du tout avec ce que nous savons maintenant du développement de ces vaisseaux.

Parmi ces formes, je signalerai d'abord des vésicules allongées, complètement closes, présentant parfois une extrémité effilée. Ces vésicules paraissent correspondre à des portions du système lymphatique, isolées par suite de l'atrophie de parties intermédiaires.

La seconde forme sur laquelle je désire attirer l'attention est fort singulière. Un cul-de-sac est rempli d'une lymphe transparente dans laquelle nagent quelques leucocytes, et cette lymphe y est maintenue ou plutôt retenue par une paire de valvules dont le jeu est renversé. Il m'est encore impossible d'expliquer cette aberration vraiment bien extraordinaire.

Une troisième disposition des lymphatiques paraît être le résultat du tassement. Terminés aussi par des culs-de-sac, ils sont repliés et glomérulés à la manière des glandes sudoripares.

M. J. **Renaut** a figuré dans son *Traité d'histologie pratique* les lymphatiques du grand épiploon d'un jeune Lapin, terminés par des culs-de-sac ne correspondant pas à des lymphatiques en voie de développement, mais bien plutôt à des lymphatiques arrivés au terme de leur évolution ou en état de régression.

Je conserve depuis près de vingt ans les préparations du

grand épiploon du Chat nouveau-né dont j'ai parlé tout d'abord. Il m'a été impossible de saisir la signification morphologique des lymphatiques qu'elles renferment, tant que je n'ai pas connu les chylifères des embryons de Porc. Chez ces embryons, à côté des formes que j'ai décrites et que j'ai considérées comme normales, on en rencontre d'autres qui me semblent être des phénomènes d'aberration ou de régression.

En premier lieu, j'ai trouvé dans le mésentère d'un embryon de 12 centimètres une vésicule lymphatique, à peu près sphérique et tapissée intérieurement de cellules endothéliales.

Chez un embryon de 18 centimètres, j'ai observé une vésicule semblable, reliée par un pédicule canaliculé à un segment intervalvulaire complètement formé. Chez le même embryon, un lymphatique se termine à la partie moyenne du mésentère par un cul-de-sac arrondi, et au delà, dans sa direction, se voit une vésicule lymphatique complètement isolée et dont les cellules endothéliales sont en régression.

Parmi les différents faits que j'ai pu observer, ceux que je viens de décrire sont les plus significatifs. Sans doute, il serait préférable de voir les phénomènes se dérouler sous les yeux; mais les questions d'histogenèse qui comportent les preuves de ce genre sont encore extrêmement rares.

En terminant, qu'il me soit permis de faire remarquer que les vésicules lymphatiques, qui ne sont autre chose que de petits kystes, pourraient bien devenir le point de départ des tumeurs kystiques plus volumineuses.

Le professeur **von Recklinghausen** s'est beaucoup occupé des substances colloïdes que l'on observe dans certains états pathologiques et il a pensé qu'il y avait lieu de distinguer quelques-unes d'entre elles sous le nom d'*hyaline*[1].

Une sorte d'hyaline est élaborée par les cellules endothéliales des lymphatiques à l'état normal. C'est là un fait dont l'observation est très facile. Tous pourront la répéter et en même temps se convaincre que l'éléidine n'est pas du tout de l'hyaline. J'es-

1. In *Deutsche Chirurgie*, liv. II et III, p. 404.

time qu'il est temps de mettre fin à cette erreur, qui, sous l'influence de l'autorité dont jouit le professeur **Waldeyer**, tend à s'établir dans la science.

L'artère auriculaire médiane du Lapin est accompagnée de plusieurs lymphatiques qui en suivent la direction. Des coupes perpendiculaires à cette direction montreront donc les sections transversales de l'artère et des lymphatiques qui l'avoisinent. Ces coupes se font aisément sur un petit segment du pavillon auriculaire durci simplement par l'alcool. Colorées par le picrocarminate en solution faible et montées dans la glycérine, elles fournissent de fort belles préparations dans lesquelles on voit, en même temps que l'artère et les lymphatiques, des veines, des faisceaux nerveux, le cartilage élastique du pavillon de l'oreille, son périchondre, le tissu conjonctif qui le sépare des téguments auriculaires externe et interne, et enfin l'épiderme avec ses annexes, c'est-à-dire les poils et les glandes sébacées. Pour l'instant je ne veux retenir des observations qu'on y peut faire que celles qui sont relatives aux lymphatiques et à l'épiderme.

De l'endothélium des lymphatiques se dégagent des boules d'une substance qui se gonfle à la manière de la myéline. Ces boules, quand elles sont petites, paraissent homogènes; mais lorsqu'elles ont acquis un certain diamètre, elles montrent un centre clair et une enveloppe plus réfringente, comme si elles étaient limitées par une membrane. Devenues plus volumineuses encore, elles se rencontrent, s'accolent, se fusionnent et leur ensemble figure un réseau à travées fibrillaires. Enfin, à certaines boules pleines s'en ajoutent d'autres également pleines et il en résulte parfois une arborisation moniliforme qui rappelle le mycélium des Champignons.

Les lymphatiques peuvent être entièrement remplis de ces singulières productions.

Dans les préparations faites à l'aide du picrocarminate faible, les boules de ce colloïde myélinoïde ne sont pas colorées ou présentent une légère teinte jaunâtre, tandis que l'éléidine de l'épiderme, des follicules pileux et du col des glandes sébacées est colorée en rouge carminé très vif.

Si on traite la préparation par une solution forte de picrocarminate, à un pour cent, par exemple, la substance colloïde se colore, mais plus faiblement que l'éléidine. Si alors, après avoir lavé la coupe, on la traite par la glycérine additionnée d'acide formique, l'éléidine disparaît, tandis que la matière colloïde persiste et conserve sa coloration. Ce sont donc des substances bien différentes. Du reste, **Waldeyer**, qui a cru devoir enlever à l'éléidine le nom que je lui avais donné pour lui substituer celui de kératohyaline a méconnu ces différentes réactions. Maintenant que l'on a le moyen d'avoir, sans aucune difficulté, les deux substances dans la même préparation, il est facile de s'assurer que l'on a eu bien tort de les confondre.

L'endothélium vasculaire sanguin élabore aussi, à l'état normal, du colloïde myélinoïde; mais il en produit beaucoup moins que les lymphatiques.

Explication des figures des planches III et IV.

Fig. 1. — Bord du pavillon de l'oreille d'un Rat albinos dont les lymphatiques ont été injectés de bleu de Prusse.

Fig. 2. — Chylifères mésentériques d'un embryon de Porc de $0^{m},18$. V, V, valvules embryonnaires. *i v*, segment intervalvulaire. B, bourgeon cellulaire, origine d'un nouveau segment intervalvulaire. B*n*, bourgeon plus développé. *vs*, vaisseau sanguin.

Fig. 3. — Un lymphatique du mésentère d'un embryon de Porc de $0^{m},18$. *a*, *a'*, deux segments intervalvulaires. *v*, valvule. *b*, vésicule lymphatique dont la cavité communique avec celle du segment *a'* par un canal *d*. *cs*, capillaire sanguin.

Fig. 4. — Vésicule lymphatique du mésentère d'un embryon de Porc de $0^{m},12$.

Fig. 5. — Un lymphatique du grand épiploon d'un Chat nouveau-né, présentant une forme aberrante. *l*, lymphatique dilaté par l'accumulation de la lymphe, terminé par un cul-de-sac *c* et possédant des valvules, V, dont le jeu est renversé.

Fig. 6. — Coupe transversale d'un lymphatique périartériel du pavillon de l'oreille d'un Lapin adulte, dont la lumière est en partie comblée par un amas de substance colloïde myélinoïde.

Janvier 1897.

NOTES CYTOLOGIQUES

Par A. PRENANT
Professeur à la Faculté de médecine de Nancy.

I

Cristalloides dans la glandule thymique du caméléon.

Planche V.

Pendant longtemps, les cristalloïdes des végétaux ont été seuls connus. Les tissus animaux peuvent présenter cependant des cristalloïdes dans certaines circonstances, jusqu'ici assez rares. C'est la rareté du fait qui me décide à publier les quelques résultats que j'ai obtenus dans une glandule du cou du Caméléon, que j'ai désignée ailleurs sous le nom de « glandule thymique[1] ».

La nature des cristalloïdes des plantes est parfaitement déterminée depuis les travaux fondamentaux et déjà anciens de **Naegeli**, de **A.-F.-W. Schimper**, etc.[2].

Plus près de nous, **A. Zimmermann**, **J. Dufour**, **Leitgeb**, **Stock**, **Poirault**, **Lily H. Huie**, **Gardiner**, **Wakker**, **H. Molisch**, **F. Schaar**, **Heinricher** ont étudié ces formations sur différents objets du règne végétal[3].

1. Voir *Bull. des séances de la Société des sciences de Nancy*, 1896. Du moins je suppose que c'est bien de la glandule thymique qu'il s'agit ici.

2. Naegeli, *Sitz. d. k. bay. Akad. d. Wiss.*, 1862.

A.-F.-W. Schimper, Ueber die Krystallisation der eiweissartigen Substanzen. *Zeitschr. f. Krystallographie u. Mineralogie*, Bd V, 1881.

3. A. Zimmermann, Ueber bisher nicht beobachtete Inhaltskörper des Assimilationsgewebes. *Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pflanzenzelle*, 1890, H. 1.

Id., Ueber das tinctionnelle Verhalten der Zellkernkrystalloïde. *Zeitschr. für wiss. Mikroskopie*, Bd X, 1894.

Les propriétés suivantes paraissent être définitivement acquises aux cristalloïdes; elles les caractérisent et les distinguent des cristaux. Ce sont :

L'inconstance des angles, par opposition aux angles des vrais cristaux, dont la régularité est soumise à des lois invariables;

La faculté d'imbibition, grâce à laquelle les cristalloïdes se gonflent énormément dans certains liquides, sans perdre pour cela leur forme régulière;

Comme conséquence de la proposition précédente, les cristalloïdes peuvent s'accroître par intussusception, tandis que l'accroissement des cristaux se fait par apposition;

La nature protéique de ces formations;

Leur érythrophilie, c'est-à-dire la propriété qu'elles ont de se colorer exclusivement par les matières rouges et jaunes.

Quant à leur siège, il est assez variable, et **Zimmermann** nous a donné une classification des cristalloïdes qui est fondée précisément sur la place qu'ils occupent dans la cellule végétale. Il distingue à cet égard les catégories suivantes :

1° Cristalloïdes nucléaires, trouvés par **A. Zimmermann**, **J. Dufour**, **F. Schaar**, **Poirault** dans les noyaux des Ptéridophytes et des Angiospermes, en beaucoup plus grande abondance qu'on ne le soupçonnait autrefois[1];

Stock, Ein Beitrag zur Kenntniss der Proteinkrystalle. *Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, Bd VI, 1892, et *Diss. Tubingen*, 1892.

Poirault, Recherches sur les Cryptogames vasculaires. *Ann. des sc. naturelles, Botanique*, 1894.

Lily H. Huie, On some protein crystalloids and their probable relation to the nutrition of the Pollen-tube. *La Cellule*, t. XI, fasc. 1, 1895.

Gardiner, On the phenomena accompanying stimulation in the gland-cells of Drosera dichotoma. *Proc. of Roy. Society*, vol. XXXIX.

Wakker, I. Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle. II. Ein neuer Inhaltskörper der Pflanzenzelle. *Pringsheim's Jahrb.*, Bd XIX et XXIII.

H. Molisch, Bemerkung, etc. *Ber. d. deutschen bot. Gesellschaft*, 1871.

A. Zimmermann, Ueber die Proteinkrystalle I et II. *Beiträge zur Morph. u. Phys. der Pflänzenzelle*. H. 1 et 2.

J. Dufour, Notices microchimiques sur le tissu épidermique des végétaux. *Bull. de la Soc. vaud. d. sc. natur.*, XIII, 1894.

Leitgeb, I. Ueber Sphaerite. II. Proteinkrystalle in Zellkernen. *Mitth. d. bot. Inst. zu Graz*, Bd I et II, 1887-88.

F. Schaar, Die Reservestoffbehäfter der Knospen von Fraxinus excelsior. *Sitz. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien*, Bd XCIX.

Heinricher, Ueber massenhaftes auftreten von Proteinkrystallen in Laubtrieben der Kartoffelpflanze. *Ber. d. deutschen bot. Gesellschaft*, 1891.

1. Ces cristalloïdes peuvent aussi être extranucléaires, d'après les observations de **Zimmermann** et de **Poirault**. A côté des cristalloïdes extranucléaires,

2° Cristalloïdes cytoplasmiques, situés dans le corps même de la cellule. Ils n'ont été vus avec certitude que dans un petit nombre de cas, et il est en effet souvent difficile de décider si leur siège est dans le cytoplasme même ou bien dans le suc cellulaire. Ils ont été montrés dans les tubercules de pomme de terre d'une part, d'autre part dans les poils qui garnissent le placenta ovarique des Liliacées telles que la Scille, la Jacinthe (**L. H. Huie**);

3° Cristalloïdes du suc cellulaire. **Zimmermann** range sous ce chef tous les cas communément connus de cristalloïdes des corps cellulaires;

4° Cristalloïdes des chromatophores (**Schimper**, **Zimmermann**).

Voilà pour les végétaux, chez lesquels, on le voit, la distribution des cristalloïdes est très étendue, et constante dans un cas déterminé.

Il n'en est pas de même chez les animaux, où l'on ne connaît que quelques cas tout à fait sporadiques de cristalloïdes. C'est ainsi que des cristalloïdes n'ont été signalés jusqu'ici que dans le testicule humain par **Reinke**, dans des organes très différents par **Kölliker** et **Leydig**. L'observation que j'ai faite de cristalloïdes dans la glandule thymique du Caméléon s'ajoute à cette courte liste.

Si les cristalloïdes vrais, c'est-à-dire les formes intermédiaires physiques entre les vrais cristaux et la matière protéique non cristallisée, sont rares chez les animaux, il n'en est plus de même des deux autres catégories extrêmes.

Les cristaux vrais sont fréquents : tels les cristaux du sang, les cristaux de guanine, de tyrosine, les cristaux de spermine de **Bœttcher**, ceux de **Charcot-Leyden**, etc.

Autrefois plusieurs auteurs ont admis que la propriété que les matières protéiques (pour nous limiter à elles) possèdent de

les mêmes auteurs ont trouvé, dans les cellules à chlorophylle des Fougères, des granules arrondis ou parfois en forme de virgule, des albuminoïdes en apparence. Il parait difficile à **Poirault** d'établir une ligne de démarcation tranchée entre ces granules et les cristalloïdes.

Quant à la nature chimique des cristalloïdes des Fougères, **Poirault** n'a pu la déterminer.

prendre des formes cristallines est très répandue, sinon même générale.

Telle est la conclusion à laquelle sont arrivés des auteurs déjà anciens tels que **Van Deen** et **Bœttcher**.

Van Deen[1] a résumé dans une courte note les résultats auxquels il est arrivé au sujet de la cristallisation des matières albuminoïdes. Voici les principaux de ces résultats. Toutes les matières albuminoïdes animales, dit-il, ont la propriété de se transformer en formations cristallines. — Quelques cristaux albuminoïdes se rencontrent déjà formés dans la nature; d'autres se développent seulement aux dépens de matières protéiques, quand celles-ci sont traitées d'une manière convenable. — Aux cristaux qui se rencontrent dans la nature appartiennent : dans le règne animal les plaquettes vitellines des Poissons osseux, des Tortues et des Batraciens; dans le règne végétal les cristaux de quelques plantes, comme ceux qui se trouvent dans les noyaux cellulaires de *Lathræa squamaria*, les cristaux d'aleurone de *Sparganium ramosum* et de *Ricinus communis*. — Parmi les cristaux qui se forment aux dépens des matières albuminoïdes à la suite d'un traitement approprié, on ne pouvait jusqu'à présent ranger que ceux des globules sanguins, soit les cristaux incolores de globuline, soit les cristaux colorés de l'hématocristalline. Par une méthode spéciale, on peut retirer des cristaux de toutes les matières albuminoïdes animales, par exemple de l'albumine de l'œuf de la Poule, de l'albumine du sérum, du vitellus ovulaire d'Oiseaux, de la viande, du cerveau, de la moelle épinière, du foie, de la rate, des reins, du cristallin. — On peut voir sans traitement spécial très souvent des cristaux albuminoïdes dans des plaques de l'albumine de l'œuf séchées et conservées depuis quelque temps. — Les formes de ces cristaux sont très diverses; mais, par un traitement donné, les diverses matières albuminoïdes fournissent des formes cristallines très voisines les unes des autres et déterminées. Non seulement les matières albuminoïdes proprement dites, mais aussi leurs dérivés peuvent prendre la forme cristal-

1. Van Deen, Vorlaüfige Mittheilungen über die Kristallisation der Protein und anderer organischen Stoffe. *Centr. für die medic. Wiss.*, 1864.

line; le mucus du moins développe de très beaux cristaux. — Ces cristaux albuminoïdes sont solubles dans l'eau, moins facilement dans l'alcool, plus difficilement encore dans l'éther et le chloroforme; ils peuvent recristalliser de leurs solutions. — Quelques matières albuminoïdes végétales peuvent aussi cristalliser. L'auteur a obtenu des cristaux même de substances non azotées, telles que l'amidon. — Il suppose donc que toutes les matières organiques de la nature sont cristallisables, et conclut que la classification de **Graham**, des substances en colloïdes et cristalloïdes, ne peut être conservée.

Bœttcher[1], recherchant si la combinaison de l'albumine avec l'hématine était une condition nécessaire pour la cristallisation, a étudié à cet effet le pus, le suc cancéreux, le sperme. Dans le sperme humain, la simple dessiccation produit des cristaux albuminoïdes transparents comme du verre, incolores, longs au maximum de $2^{mm},2$ et larges de $0^{mm},03$. Leur forme rappelle celle de *Pleurosigma angulatum*; ils peuvent être conjugués, croisés en rosette. Ils sont solubles dans l'eau, après gonflement préalable, insolubles dans l'alcool, l'éther, le chloroforme, se gonflant dans les acides et les alcalis. **Bœttcher** pense qu'il s'agit de cristaux d'une matière spéciale, la spermatine ou spermine des auteurs. Cependant, comme plus tard il a retrouvé ces cristaux dans d'autres matières, ce ne sont pas nécessairement des formes cristallisées de spermatine. Ainsi il suffit de laisser dessécher une couche d'albumine de l'œuf de un demi-centimètre d'épaisseur pour les voir se produire; ils sont aussi préformés dans des œufs conservés en hiver.

Il faut sans doute en rabattre beaucoup aujourd'hui au sujet de la cristallisation des matières albuminoïdes, qui, d'après de récents travaux, paraît beaucoup moins facile et moins générale que ne le feraient croire les observations de **Van Deen** et de **Bœttcher**. Le résultat positif que **F. Hofmeister**[2], a obtenu est presque unique en son genre. Cet auteur a produit des cristaux d'albumine pure d'une dissolution demi-saturée, faite à la

1. Boetscher, Farblose Krystalle eines eiweissartigen Körpers aus dem menschlichen Sperma dargestellt. *Virchow's Archiv.* Bd XXXII.
2. *Zeitschr. für physiol. Chemie*, Bd XIV.

faveur du sulfate d'ammonium, d'un dépôt de sphérules ou globulites, spontanément formé par évaporation lente du blanc d'œuf salé et débarrassé de ses globulines.

D'autres substances, au contraire, ont été trouvées souvent sous le microscope dans des tissus variés avec une forme parfaitement cristalline : tels les cristaux d'hématoïdine, ceux de la matière colorante biliaire, des cristaux de sels calcaires, de guanine, de sels urinaires, de phosphate de spermine. Ces derniers, connus surtout des pathologistes sous le nom de cristaux de Charcot-Leyden, dont **A. Poehl**[1] vient de montrer la véritable nature et qu'il a pu produire sous le microscope, existent normalement dans la moelle des os et le sperme.

Ce sont là des formations cristallines parfaites, dont il n'a été fait mention ici que pour en distinguer les cristalloïdes, qui seuls doivent nous occuper.

Il est une autre catégorie de productions cellulaires qui doit nous arrêter plus longtemps. Il s'agit de corps qui représentent en quelque sorte les formes imparfaites des cristalloïdes et ont avec ceux-ci de grandes analogies, quant à leur siège, aux conditions dans lesquelles ils se produisent, et aussi sous le rapport de leur forme et de leurs réactions.

On peut ranger ici les plaquettes vitellines des œufs, les grains ou bâtonnets acidophiles des leucocytes, les corps bactéroïdes ou bacilliformes trouvés çà et là dans les cellules les plus diverses, les rhabdites des Turbellariés, et, si l'on passe du règne animal au règne végétal, les bactéroïdes des tubercules des Légumineuses.

Les plaquettes vitellines des œufs animaux, en premier lieu, peuvent figurer dans la catégorie des cristalloïdes imparfaits. **Radlkofer** (cité par **Henneguy**[2]) les a comparées aux cristalloïdes des cellules végétales. **Gegenbaur**, **Cramer**, **Waldeyer** les ont fait dériver des granulations du protoplasma qui s'allongent, grossissent et se strient (**Henneguy**, *loc. cit.*). **Henneguy**, pour les Amphibiens, les fait provenir des « corps intravitel-

1. A. Poehl, Einwirkung des Spermins, etc. *Zeitschr. für klin. Medicin*, Bd XXVI, 1894.
2. F. Henneguy, Leçons sur la Cellule, Paris, 1896.

lins » d'Hertwig; lesquels à leur tour ne sont suivant lui que des parties de plasma ovulaire plus condensées. **O. Hertwig** en effet [1] a signalé dans le vitellus des œufs de Grenouille des corpuscules albuminoïdes en forme de faisceaux plus ou moins incurvés, qu'**Henneguy** a retrouvés (*loc. cit.*).

D'après les observations de plusieurs auteurs, les enclaves acidophiles que contient le corps cellulaire des globules blancs, au lieu d'être des grains arrondis, ont souvent la forme de bâtonnets ou de petites aiguilles, comme déjà **Ehrlich** l'avait constaté et comme entre autres l'ont vérifié **Denys** et **M. Heidenhain** [2]. Les figures 48-50 du travail de ce dernier auteur sont particulièrement démonstratives.

E. van Beneden [3] a découvert dans l'épiblaste de l'embryon de Lapin que les cellules renferment dans leur partie interne des bâtonnets réfringents, droits et quelquefois flexueux, en général à bords parallèles et d'épaisseur uniforme, parfois cependant moniliformes et comme formés de granules alignés, parfois aussi claviformes. En raison de leur ressemblance avec des Bactéries, l'auteur les nomme « corps bacilliformes ». Ils peuvent quelquefois être très abondants au point que la cellule en est littéralement bourrée.

R. Bonnet [4] a observé dans le chorion, l'épithélium utérin, le lait utérin de la Brebis des « bâtonnets cristalloïdes » régulièrement tronqués à angle droit aux extrémités, ou plus aigus, souvent cunéiformes, isolés ou en paquets. Dans certains cas, les bâtonnets peuvent être assez abondants pour remplir complètement la cellule et masquer ses autres parties constitutives. Les bâtonnets les plus volumineux atteignent la taille d'un globule blanc. **Bonnet** compare ces formations aux corps

1. O. Hertwig, Ueber das Vorkommen spindeliger Körper im Dotter jünger Froscheier. *Morphol. Jahrbuch*, Bd X, 1884.

2. Denys, La structure de la moelle des os et la genèse du sang chez les Oiseaux, *La Cellule*, t. IV, 1888.

M. Heidenhain, Ueber Kern und Protoplasma. *Festschrift für A. v. Kölliker*, Leipzig, 1892.

3. E. van Beneden, Recherches sur l'embryologie des Mammifères. — La formation des feuillets chez le Lapin. *Arch. de Biologie*, t. I, 1880.

4. R. Bonnet, Ueber eigenthümliche Stäbchen in der Uterinmilch des Schafes. *Deutsche Zeitschr. für Thiermedicin*, t. VII, 1882; et Die Uterinmilch und ihre Bedeutung für die Frucht. *Beiträge zur Biologie*, Stuttgart, 1882.

bacilliformes d'**E. van Beneden** d'une part, d'autre part à des bâtonnets observés par lui chez les Lupins et les Orchis. Il ne croit pas qu'on puisse les identifier aux cristalloïdes communément connus chez les végétaux, parce que les bâtonnets cristalloïdes du lait utérin lui paraissent formés d'un corps inorganique d'une constitution albuminoïde plus résistante.

A. Tafani[1] a confirmé les observations de **Bonnet** sur des objets analogues.

Ce sont encore des corps bactéroïdes que **Blochmann**[2] a constatés dans le corps adipeux et dans les œufs de divers Insectes (*Periplaneta*, *Blatta*, Fourmis). Mais l'interprétation que l'auteur en donne les éloignerait de la catégorie des formations précédentes. Suivant lui, leur aspect à l'état frais, comme la manière dont ils se comportent vis-à-vis des réactifs, comme aussi la faculté qu'ils auraient de se multiplier par division transversale tendraient à les faire considérer comme de véritables Bactéries.

Korschelt[3], dans les glandes filières et le corps adipeux des chenilles, notamment de celle du *Pieris brassicæ*, a retrouvé des corps bacilliformes analogues à ceux de **Blochmann**. D'ailleurs, ces corps ont été très rarement observés; quelques chenilles seules les ont montrés. Mais, dans ces cas, les bactéroïdes étaient très abondantes. Comme **Blochmann**, l'auteur est disposé à les regarder comme des Bactéries. Le même auteur, dans le cytoplasme des œufs du Dytique, représente (fig. 64, 65 et 128), parmi un certain nombre de masses non cristallines, des cristaux situés à côté de la vésicule germinative.

J. Frenzel[4] chez plusieurs Isopodes a vu que les cellules hépatiques renferment, outre des boules graisseuses colorées, des cristaux de même couleur, variables de taille et de nombre avec l'état de la nutrition; chez des individus à jeun ils disparaissent tout à fait; par contre, les cellules d'Idotées fraîche-

1. A. Tafani, Sulle condizioni utero-placentali della vita fetale, Firenze, 1886.
2. Blochmann, Ueber das regelmässige Vorkommen von bacterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten. *Zeitschr. f. Biologie*, Bd XXIV, N.-F. 6, 1887, et *Tagblatt der 60e vers. d. Naturf.*, 1887.
3. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. *Zool. Jahrbücher Abth. f. An. u. Ontog.*, Bd IV, 1891.
4. J. Frenzel, Ueber die Mitteldarmdrüse der Crustaceen. *Mitth. a. der zool. St. zu Neapel*, Bd V, 1884.

ment capturées en sont bourrées. La forme de ces cristaux est très variable.

Bellonci (*Rend. Acc. Sc. Bologna*, 1881) et **Emery**, cités par **Frenzel**, ont trouvé chez *Sphæroma* et *Gyge* des formations cristallines semblables dans les cellules du foie. Les réactions de ces formations en font des cristalloïdes typiques ; dissoutes par les acides et les alcalis, elles résistent aux dissolvants habituels (eau, alcool, éther) ; elles se gonflent par l'eau chaude en arrondissant leurs angles ; l'iode, l'hématoxyline les colorent.

Les rhabdites contenus dans les cellules épidermiques des Turbellariés peuvent encore prendre place à côté des formations précédentes. On sait qu'ils se présentent sous la forme de bâtonnets situés dans le corps cellulaire ; quelques observateurs les ont vus aussi entre les cellules (**Kennel**, **Braun**, **Woodworth**)[1]. Leur nature chimique n'est pas encore déterminée, et l'on n'a pu encore produire avec eux de réactions bien caractéristiques. Ils se colorent facilement ; l'acide acétique les gonfle au point de les faire éclater. Quant à leur valeur morphologique, il est vraisemblable qu'il s'agit ici de produits de l'activité du protoplasma, de produits sécrétés. C'est la manière de voir à laquelle se rangent **Kennel**, **Lang**, **Keferstein**, **Woodworth**, **Chickhoff**[2]. Aussi **Keferstein** appelle-t-il *Stäbchendrüsen* leurs cellules formatrices. **Woodworth**, à l'appui de son opinion, se base sur les gradations insensibles qui existent entre les rhabdites et certains produits glandulaires appelés *Pseudorhabden*, *Schleimstäbchen*, *Schleimblöckchen*. **Chickhoff**, en faveur de la même interprétation, rapporte que la forme des cellules à rhabdites rappelle celle des éléments glandulaires (glandes muqueuses, salivaires) des Turbellariés.

A la liste déjà longue des matières albuminoïdes qui se pré-

1. Kennel, Die in Deutschland gefundenen Landplanarien, etc. *Arbeit. a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg*, Bd V, 1882.

Braun, Beiträge zur Kenntniss der Fauna baltica. *Arch. f. d. Naturk. Liv. Ehst. und Kurlands*, Bd IX, 1881.

Woodworth, Contributions to the Morphology of the Turbellaria. *Bull. of the Mus. of comp. Zoology*, vol. XXI, 1891.

2. A. Lang, Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel, etc. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, Bd XI, Leipzig, 1884.

Chickhoff, Recherches sur les Dendrocèles d'eau douce (Triclades). *Arch. de biologie*, XII, 1892.

sentent sous la forme cristalline ou tout au moins sous un aspect analogue à cette forme, il convient d'ajouter les corps intracellulaires qui se développent dans les tubercules radicaux des Légumineuses et qui, en raison de leur ressemblance avec des Bactéries, ont reçu le nom de *bactéroïdes*. Ces bactéroïdes en effet, depuis **Brunchhorst**[1], ont été considérées par la majorité des auteurs[2] comme des enclaves cellulaires dues à l'activité du protoplasma de « cellules spéciales » renfermées dans le parenchyme du tubercule radical. Quelques auteurs cependant, dans ces dernières années, ont abandonné cette manière de voir et regardent les bactéroïdes comme des Bactéries. La manière de voir de **Frank**[3] est intermédiaire entre les deux précédentes : pour lui les bactéroïdes sont des produits albuminoïdes des Légumineuses formés et résorbés par elles, mais englobant des microbes du type Micrococcus; la variété spéciale du plasma des cellules infectées et différenciées à la suite de cette infection est un « mycoplasma ». Quoi qu'il en soit de leur nature morphologique, les réactions des bactéroïdes sont celles-ci : l'iode et les couleurs d'aniline les colorent fortement; l'acide sulfurique, l'ammoniaque, la glycérine, ne les déforment pas; de ce que les bactéroïdes mises en présence de fuchsine ou d'éosine d'une part, de vert de méthyle ou de vert d'iode d'autre part, fixent les premières substances colorantes et ne prennent pas les autres, il semble résulter que les bactéroïdes sont plutôt érythrophiles. De quelques réactions chimiques, **Tschirch**[4] a pu se croire autorisé à rapprocher les bactéroïdes des caséines végétales, de la légumine par exemple. **Lundström**[5] a constaté d'ailleurs dans des circonstances particulières que les bactéroïdes subissent des

1. J. Brunchhorst, Ueber die Knöllchen an den Leguminosen-Wurzeln. *Berichte der deutschen botan. Gesellschaft*, t. III, 1885.

2. Voir pour la liste de ces auteurs le mémoire de P. Vuillemin : Les tubercules radicaux des Légumineuses. *Annales de la science agronomique française et étrangère*, t. I, 1888. Ce mémoire contient l'exposé complet de la question de l'anatomie des tubercules radicaux, de l'origine, de la nature et du rôle des bactéroïdes.

3. B. Frank, Ueber die Pilzsymbiose der Leguminosen. *Ber. d. deutschen botan. Gesellschaft*, t. VII, 1887.

4. Tschirch, Beiträge zur Kenntniss der Leguminosen. *Ber. d. deutschen botan. Gesellschaft*, t. V, 1887.

5. Lundström, Pflanzenbiologische Studien, II, Upsal, 1887; et Ueber Mycodomatien in den Wurzeln der Papilionaceen. *Botan. Centralblatt*, t. XXXIII, 1888.

transformations et peuvent se résoudre en boules, qu'il regarde comme des sortes de plastides de protéine ou de caséine.

Les Légumineuses ne sont pas les seules à offrir des enclaves protéiques nettement figurées. **Molisch**[1] dans les tiges de certains *Epiphyllum* a trouvé des îlots de cellules de l'épiderme et du tissu cortical, dont chacune contenait un amas volumineux de protéine, ayant la forme d'un fuseau droit ou courbé, d'un anneau ou d'un filament pelotonné, et présentant des réactions qui le font ranger parmi les albuminoïdes, mais diffèrent un peu de celles des bactéroïdes.

On peut discuter sur le caractère vraiment cristalloïde des formations indiquées ci-dessus. Mais il n'en est plus de même pour celles que **Reinke**[2] vient de décrire dans le testicule de l'Homme. Cet auteur a découvert des corps inclus dans les cellules interstitielles du testicule et aussi librement situées dans le tissu conjonctif intercanaliculaire, qui ont les caractères essentiels des cristalloïdes. Leur taille est variable, en tout cas considérable; ils sont plus longs que larges; souvent nettement anguleux, ils offrent fréquemment aussi des angles arrondis; quelques-uns sont claviformes, ou bien amincis en leur milieu. Très souvent ce sont des formations doubles et même des agrégats de corps, isolés sur toute leur longueur, ou séparés seulement par une ligne. Il est fréquent aussi de les voir incurvés, caractère de flexibilité qui, observe **Reinke**, appartient aussi à certains cristaux vrais. Ces cristalloïdes se colorent le mieux par l'hématoxyline de M. Heidenhain, par la méthode de coloration fibrineuse de Weigert, par le liquide de Bergonzini. Quant à leur nature chimique, leur solubilité dans la solution de sel marin à 10 p. 100 les caractérise nettement comme de la globuline. **Reinke** les différencie de plusieurs sortes de formations cristallines, que l'on a rencontrées aussi dans le testicule. Ainsi on peut y trouver des cristaux de Charcot typiques situés en grande abondance dans et entre les cellules des cana-

1. H. Molisch, Ueber merkwürdige Proteinkörper in den Zweigen von Epiphyllum. *Ber. d. deutschen botan. Gesellschaft*, t. III, 1885.
2. F. Reinke, Beiträge zur Histologie des Menschen. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd XLVII, 1896.

licules, mais toujours sur des testicules examinés seulement quelques jours après la mort (**Lubarsch**)[1]. Ce dernier auteur a rencontré encore dans le testicule frais de très petits cristalloïdes (« cristaux de Lubarsch »), contenus dans les spermatogonies. Il faut ajouter à cette liste des formations cristallines testiculaires, les cristaux de spermine de Bœttcher[2]. **Reinke** distingue ses cristalloïdes de ces différentes productions par leur forme particulière, par le siège qu'ils occupent et par les conditions dans lesquelles on les observe. Les cristaux de Charcot se caractérisent par des angles très aigus, que n'offrent pas les cristalloïdes de Reinke ; on les trouve dans toutes sortes d'organes, tandis que les cristalloïdes de Reinke sont limités au testicule. La forme des cristaux de Bœttcher est également différente ; puis ces cristaux s'obtiennent avec le sperme ou le contenu des tubes séminifères desséché, puis dissous, tandis que les cristalloïdes de Reinke s'observent sur les cellules interstitielles et à l'état frais. Ce serait donc bien là une nouvelle catégorie de cristalloïdes animaux.

Lubarsch[3] (dans un mémoire récent que je n'ai pu consulter que pendant l'impression de cet article) trouve dans le testicule de l'Homme plusieurs sortes de formations cristallines : 1° les cristaux de Charcot ; 2° de petits cristaux qu'il y a découverts ; 3° les cristalloïdes de Reinke. 1° Il a découvert les cristaux de Charcot dans les tubes séminifères d'un tuberculeux sous la forme de cristaux octaédriques effilés aux pôles, fortement colorables par l'hématoxyline ferrique d'Heidenhain ainsi que par le procédé de coloration de la fibrine Weigert-Kromayer. Le plus souvent c'est dans les éléments épithéliaux mêmes que ces cristaux sont situés. Depuis cette première constatation, il a retrouvé les cristaux de Charcot presque constamment sur 54 sujets. Contrairement à l'opinion admise, ces cristaux ne sont pas des formations cadavériques, mais se produisent dans l'épithélium

1. Les recherches de Lubarsch ne sont pas encore publiées.
2. Boettcher, Farblose Krystalle eines eiweissartigen Körpers aus dem menschlichen Sperma dargestellt. *Archiv für path. Anat.*, Bd XXXII.
3. Lubarsch, Ueber das Vorkommen krystallinischer und krystalloider Bildungen in den Zellen des menschlichen Hodens. *Arch. für pathol. Anatomie*, Bd 145, H. 2, 1896.

testiculaire à peu près normal; leur production est en rapport avec l'activité physiologique du testicule, avec la formation du sperme. Il en est d'ailleurs de même selon lui pour les cristaux de Charcot trouvés dans d'autres circonstances pathologiques (asthme, bronchite, leucémie); ceux-là aussi sont le produit de l'activité sécrétoire cellulaire. — 2° Les petits cristaux de Lubarsch diffèrent des précédents par leur forme, qui est plus mince; par leur taille moindre, par leur siège, car ils ne se trouvent que dans les spermatogonies; par leur insolubilité dans l'acide acétique à 50 pour 100 et par d'autres réactions encore; en somme ils se rapprochent plutôt des cristalloïdes. — 3° Relativement aux cristalloïdes de Reinke, l'auteur confirme essentiellement les données de ce dernier et ajoute seulement les remarques suivantes. Les cristalloïdes de Reinke ne sont pas des formations artificielles; car, s'il n'a pas été donné à **Lubarsch**, pas plus qu'à **Reinke**, de les observer à l'état frais, du moins a-t-on pu sur d'autres objets frais retrouver des cristalloïdes identiques (**S. Mayer**, **Reinke** dans le pancréas du Crapaud, **Bonnet** dans l'utérus gravide de la Brebis). Relativement à la présence des cristalloïdes dans les cas pathologiques, **Lubarsch** croit que ces formations y sont le signe de dégénérescences cellulaires plutôt que d'un processus vital progressif. Enfin il rapproche les cristalloïdes de Reinke des corpuscules fuchsinophiles de Russel, pour les avoir trouvés côte à côte, et croit que les uns et les autres sont des produits de régression de la cellule.

Dans une note rectificatrice, **Fürbinger**[1] maintient, contre **Lubarsch** qui avait identifié les cristaux de spermine de Bœttcher et les cristaux de Charcot trouvés par lui dans le testicule, que ce sont deux productions différentes et que les cristaux de Bœttcher d'origine prostatique doivent être distingués des cristaux testiculaires de Charcot décrits par **Lubarsch**.

En passant, je puis confirmer la découverte de **Reinke**. Dans le testicule tout à fait fraîchement recueilli sur un supplicié, j'ai rencontré en petit nombre dans et entre les cellules interstitielles des cristalloïdes entièrement semblables à ceux que **Reinke**

1. Fürbinger, Berichtignng. *Arch. für pathol. Anatomie*, Bd 145, H. 3. 1896.

a décrits et figurés. Il existait, entre les formes allongées signalées par cet auteur, des cristalloïdes de figure rhombique. Ces formations étaient pour la plupart colorées d'une façon intense par la safranine, après fixation par le liquide de Flemming et coloration par le procédé de triple teinture de ce même auteur. Quelques cristalloïdes cependant, au lieu de prendre une teinte rouge vif, étaient à peine teintés en rose; quelques-uns étaient rouges à une de leurs extrémités seulement, presque incolores dans le reste de leur étendue. On ne peut cependant expliquer ce résultat par une inégalité de coloration due au procédé employé; car on sait que ce procédé surcolore longuement les tissus, épuise ensuite la couleur, de telle sorte qu'on est à peu près certain que tout ce qui est colorable en rouge, par exemple, l'est effectivement. J'ajouterai encore que si nombre de ces cristalloïdes étaient nettement délimités à leurs extrémités, il n'en était pas de même de quelques-uns, notamment parmi ceux qui n'avaient presque pas pris la couleur ; on les voyait en effet se prolonger en filaments épais, qui se perdaient ensuite dans le protoplasma. Sont-ce là des formes intermédiaires entre les cristalloïdes caractérisés et des parties différenciées quelconques du cytoplasme? C'est une question que je ne trancherai pas.

Avant de décrire les faits que j'ai observés, je désire attirer l'attention sur plusieurs caractères communs aux différentes formations plus ou moins cristalloïdes qui ont été énumérées ci-dessus, caractères dont j'ai pu vérifier l'exactitude sur quelques objets.

Les formations cristalloïdes, celles au moins des animaux, sont remarquables par leur inconstance. Abondantes dans telle localité, dans telle cellule, elles font entièrement défaut dans des localités et des cellules voisines. Leur forme est soumise aussi aux plus grandes variations. Chez les plantes, au contraire, leur fixité est beaucoup plus grande; on est certain de les trouver dans un organe déterminé, et de les trouver sous une forme toujours à peu près identique. Cette différence entre les cristalloïdes végétaux et ceux des animaux est due sans doute à ce que le métabolisme des cellules animales est plus actif et que les phénomènes en sont plus variables que dans les cellules végétales. Les réserves, dont les cristalloïdes sont une des

formes, sont en effet plus stables et d'une nature chimique mieux définie chez les plantes que chez les animaux.

Les formations cristalloïdes se présentent habituellement parmi d'autres enclaves non cristalloïdes, généralement arrondies (rhabdites, cristalloïdes du testicule humain, cristalloïdes des Fougères, plaquettes vitellines des œufs animaux). On peut en inférer qu'elles sont un produit de transformation et une forme plus parfaite de ces enclaves.

La colorabilité des formations cristalloïdes est en général très grande, et souvent elles sont nettement érythrophiles (rhabdites, cristalloïdes du testicule humain).

Elles jouissent d'une puissance d'accroissement considérable; car on trouve des cristalloïdes de dimensions géantes (plaquettes vitellines, cristalloïdes du testicule humain, rhabdites).

J'arrive maintenant à mes observations sur les cristalloïdes de la glandule du Caméléon.

Je décrirai d'abord succinctement la constitution histologique de cette glandule. Elle est formée par une masse de cellules épithéliales entourée par une capsule conjonctive et traversée par des prolongements de cette capsule qui la partagent en îlots de forme variable. Ce qui est très particulier et qui caractérise déjà bien la texture de cette glandule, c'est que la capsule conjonctive est doublée intérieurement par une assise de cellules épithéliales claires, qui se prolonge le long des cloisons conjonctives intérieures en tapissant leurs faces (fig. 1). En outre, on voit très souvent entre les cellules épithéliales glandulaires des éléments étoilés, à protoplasme plus foncé que celui des cellules glandulaires, anastomosés par leurs prolongements en un réseau dont les mailles contiennent les cellules épithéliales; cet aspect n'est toutefois pas général (fig. 2.) Enfin il existe par places des nodules formés par des éléments assez petits, qui sont disposés suivant des lignes concentriques; le centre de ces nodules peut être occupé par une cellule glandulaire. Les éléments épithéliaux glandulaires sont de forme très variable, souvent assez mal délimités. Leur cytoplasme présente un aspect variable, suivant qu'on s'adresse à des éléments périphériques ou à des cellules

du centre de la glandule. C'est un fait du reste bien connu des histologistes que les éléments de la périphérie d'un objet sont dans un autre état que ceux du centre, surtout quand il s'agit, ainsi que c'est le cas ici, d'un objet fixé par le liquide de Flemming. Dans les parties corticales de la glande, le protoplasme est dense et granuleux, tandis que dans les régions centrales il a une structure plus lâche et réticulée.

Parmi les éléments épithéliaux, un assez grand nombre sont en voie de dégénérescence évidente. On trouve dans leur intérieur des boules homogènes, de grosseur variable, colorées tantôt en rouge, tantôt en vert, par l'un ou l'autre des deux réactifs, la safranine et le vert lumière, qui ont été employés (fig. 3, 4, 6, 8). Les boules sont le plus souvent régulièrement arrondies; mais leur contour peut être cependant aussi irrégulier et anguleux (fig. 4). Les boules ne contiennent pas à elles seules les restes du protoplasme dégénéré; entre elles, on peut trouver des tractus délicats anastomosés en un réseau irrégulier dont les mailles logent les boules colorées (fig. 3).

Dans une coupe de la glandule thymique du Caméléon, j'ai trouvé toujours en même temps que ces cellules dégénérées des lacunes ayant à peu près la forme et la grandeur d'une cellule épithéliale (fig. 4 et 7). Autour de ces lacunes, les cellules voisines sont disposées radiairement d'une manière parfois fort régulière; il arrive même souvent que le protoplasme des cellules de bordure de la lacune, au voisinage de cette dernière, est nettement strié dans le sens radié. La plupart des lacunes (fig. 5, 8) contiennent un cristalloïde, rarement deux, coloré d'une manière intense par la safranine dans la plupart des cas. Quand elles en paraissent dépourvues, on retrouve le plus souvent le cristalloïde inclus à peu de distance de la lacune, d'où il a été expulsé par le rasoir.

La taille de ces cristalloïdes est très variable : quelquefois très considérable, si bien que le trou en est presque complètement obstrué, d'autres fois très minime. Non moins variable est la forme; cependant, habituellement le cristalloïde se présente sous la figure d'un rhombe régulier (fig. 5), ce qui fait penser que la cristallisation appartient au système prisme oblique à base

rhombe. Quoi qu'il en soit, cette forme est le plus communément très régulière: il y a cependant des exceptions à la règle, ainsi qu'en témoignent les figures 9 *a*, *b*, *c*, *e*, *f*. Quant à la coloration, j'ai dit plus haut qu'elle était le plus souvent d'un rose intense, semblable à celle de la chromatine nucléaire et de certaines des boules des cellules dégénératives mentionnées plus haut. Parfois la teinte des cristalloïdes est très faible, nuancée de rose et de vert, ces nuances étant dues aux deux réactifs, la safranine et le vert lumière, dont je me suis servi (fig. 9 *a*). Quant à leur structure, les cristalloïdes sont presque toujours homogènes: cependant celui de la figure 9 *d* offre une sorte de petit noyau central bien limité.

Outre les lacunes vides et les lacunes à cristalloïdes, il en est d'autres encore. Celles-ci offrent un contenu plus abondant et de nature plus variée. Dans la lacune figurée en 4, il existe, outre le cristalloïde assez informe qui se trouve près de son bord, une substance homogène colorée en vert assez pâle, que ne renferment pas les autres trous; ceux-ci en effet ne contenaient rien, en outre du cristalloïde. Dans la figure 7, on voit une lacune remplie d'une substance homogène semblable; celle-ci est creusée de quatre grosses vacuoles tout à fait incolores et parfaitement vides. Enfin, il est des lacunes, dont le contenu est différent. Ce n'est plus seulement un cristalloïde et une substance amorphe, deux produits en somme étrangers au premier abord à toute constitution cellulaire, que l'on y rencontre; on y trouve (fig. 6 et 8) des vestiges évidents d'une cellule disparue : des tractus protoplasmiques, des boules de dégénérescence, des noyaux même. Et cependant il s'agit bien de lacunes que l'on peut rapprocher de celles qui ont été décrites plus haut; car leur contour nettement accusé, coloré fortement en vert, l'arrangement radié des cellules voisines autour d'elles caractérisent suffisamment ces cavités d'un nouveau genre et montrent leur analogie avec les autres.

Enfin, les lacunes peuvent s'ouvrir les unes dans les autres; et il en résulte de vastes cavités anfractueuses ou à contours réguliers, des kystes, remplis plus ou moins complètement par des déchets d'aspect variable.

Ces faits ont été observés chez un Caméléon qui était tenu en captivité depuis assez longtemps, qui tout l'été fut abondamment nourri, mais qui fut sacrifié aux approches de l'hiver après un jeûne d'un mois environ. Ils n'ont donc qu'une valeur très relative au point de vue particulier de la structure de la glandule thymique du Caméléon, parce qu'un seul échantillon examiné dans des circonstances anormales ne saurait nous donner des renseignements dignes de confiance sur la structure d'un organe. Mais ils sont de quelque intérêt, croyons-nous, pour la question générale des dégénérescences cellulaires et pour celle de l'origine des cristalloïdes.

Voici en effet comment nous serions disposé à sérier les images que nous avons vues, de façon à en faire les étapes successives d'un même processus. En premier lieu, la cellule épithéliale dégénère ; il se forme dans son protoplasma des boules, les unes vertes, les autres rouges dans les coupes que nous avons examinées (fig. 3). Nous admettrions volontiers que les boules rouges correspondent à un stade plus avancé de la transformation régressive. Le protoplasma non transformé se réduit à quelques tractus et finalement disparaît. Les boules vertes peuvent confluer et se confondre en une substance verte homogène. Les boules rouges s'agglutinent en une masse unique ou en un petit nombre de masses pour chaque cellule ; ces masses cristallisent et donnent les cristalloïdes ; à l'appui de cette origine des cristalloïdes nous montrons (fig. 9, *be*) un corps bosselé manifestement formé par la soudure de deux ou de plusieurs autres corps, des cristalloïdes imparfaits comme celui de la figure 4, et enfin (même figure) des boules de forme irrégulièrement arrondie[1]. La cellule ainsi transformée, réduite à une matière verte homogène ou à un cristalloïde rouge, deviendrait la lacune. Plusieurs cellules, s'ouvrant les unes dans les autres, formeraient par leur confluence un kyste. Quel sort subit le

1. Cette explication est contraire à la thèse que soutient **Stock** (*loco cit.*) pour les cristalloïdes d'un certain nombre de plantes (*Euphorbia*, *Hedera*, *Lophospermum*, *Stylidium*) : d'après lui les cristaux de protéine ont dès le début leur forme cristalline et ne dérivent pas de masses sphériques préexistantes.

Au contraire **M. Heidenhain** (*loco cit.*, p. 164, fig. 31-33) a montré que dans des leucocytes éosinophiles en dégénérescence les grains peuvent s'agglutiner et confluer en des masses plus volumineuses de forme cristalloïde.

noyau dans cette transformation dégénérative? Prend-il part à la formation du cristalloïde? C'est ce que je n'ai pu décider.

J'ai toujours parlé jusqu'ici de dégénérescence des cellules, et j'ai fait des transformations que j'ai observées un phénomène régressif. Il va sans dire que ce n'est là qu'une hypothèse et que l'expression de dégénérescence dont je me suis servi n'a été employée que pour pouvoir dans le langage mettre un nom sur ces phénomènes. Rien ne prouve péremptoirement qu'il s'agisse d'une dégénération. On pourrait avoir affaire ici à un processus de sécrétion; et le cristalloïde représenterait dans cette glande à sécrétion interne un produit sécrété très particulier.

Explication de la planche V.

Tous les dessins ont été faits à l'aide de l'oculaire 6 et de l'objectif à immersion homogène 2.0 de Zeiss, à un grossissement de 750 diam. et avec le secours de la chambre claire de Zeiss.

Fig. 1. — Portion de la glandule thymique montrant les cellules glandulaires *cg*, les tractus conjonctifs *c* qui pénètrent la glande, l'épithélium *e* qui tapisse ces tractus.

Fig. 2. — Réseau d'éléments étoilés entourant les cellules glandulaires.

Fig. 3 — Trois cellules glandulaires en dégénérescence avec boules rouges et vertes et tractus cytoplasmatiques.

Fig. 4. — Une lacune renfermant une substance homogène verte, un cristalloïde de forme irrégulière; une cellule dégénérée avec boules rouges et vertes, de forme irrégulièrement arrondie.

Fig. 5 — Cristalloïde dans une lacune. Arrangement radié des cellules glandulaires autour de la lacune; striation de leur partie centrale.

Fig. 6. — Lacune offrant encore les signes manifestes de son origine cellulaire, et renfermant encore le noyau et du cytoplasme.

Fig. 7. — Lacune contenant une substance homogène verte, perforée de plusieurs trous.

Fig. 8. — Une lacune avec un cristalloïde. Striation des cellules de bordure. Une cellule dégénérée avec des boules vertes. Une lacune avec substance verte et traces d'un réseau cytoplasmatique.

Fig. 9. — Formes irrégulières de cristalloïdes; en *a*, cristalloïde de coloration anormale; en *b*, *c*, *f*, cristalloïdes de forme lobée, paraissant s'être formés aux dépens de plusieurs masses; en *d*, cristalloïde structuré.

II

Sur une particularité de l'anaphase dans les cellules de la fritillaire et du lis.

Planche VI

Bien que les cellules des Liliacées aient été l'objet d'études répétées de la part d'observateurs des plus habiles et des plus consciencieux, il est possible néanmoins qu'un certain nombre de détails cytologiques aient échappé aux botanistes qui ont étudié ces cellules, parce que pendant longtemps, et même encore actuellement, les botanistes, ou du moins la plupart d'entre eux, se sont servis d'une technique certainement inférieure à celle qui est employée en histologie animale. Ce n'est qu'exceptionnellement et dans ces dernières années que l'on a mis en œuvre en cytologie végétale les réactifs fixateurs par excellence de la cytologie animale, le sublimé, le liquide de Flemming. L'alcool absolu était le réactif fixateur habituellemeent employé par les botanistes même pour les études cytologiques. Or il est incontestable que le liquide de Flemming, par exemple, donne pour les tissus végétaux, au moins pour les tissus embryonnaires et très jeunes, des résultats incomparablement supérieurs à ceux que l'alcool fournit, quant à la netteté des images examinées à de forts grossissements. L'expérience de comparaison est facile à faire, et a montré certainement à d'autres avant nous la supériorité des réactifs précités.

C'est peut-être là la raison pour laquelle certains détails relatifs aux cellules végétales en état de repos et pendant la cinèse ont été omis par les botanistes qui s'occupent de cytologie.

Ayant fait récemment quelques coupes sur de jeunes ovaires et sur des points végétatifs de la Fritillaire impériale et du Lis commun, dans le modeste but d'obtenir pour l'enseignement des figures cinétiques démonstratives, nous avons rencontré parmi les cellules qui se trouvaient à la période de l'anaphase, dans

un certain nombre d'entre elles, un détail qui, croyons-nous, n'a pas encore été indiqué [1].

Les objets sur lesquels ce détail a été observé ont été fixés par le liquide de Flemming (solution forte) pendand un jour, lavés et enrobés à la manière ordinaire dans la paraffine. La coloration des coupes a été faite tantôt par l'hématoxyline ferrique de M. Heidenhain, tantôt par le triple colorant de Flemming.

C'est au stade de dispirème que le détail dont il s'agit apparaît. Alors que les filaments connectifs présentent déjà une plaque cellulaire bien constituée, on voit se former aux deux extrémités d'un même diamètre du renflement, figuré par l'ensemble de ces filaments et par la plaque, deux bandes incurvées en croissant ou même infléchies à angle obtus, beaucoup plus colorées que le reste de la figure achromatique (fig. 1). On pourrait croire que l'aspect ainsi produit est dû tout simplement à la vue sous une grande épaisseur des filaments connectifs qui se trouvent sur le profil de la figure, et que ces bandes par suite n'ont aucune individualité. Mais quand on peut tomber sur des vues de trois quarts ou de face des formations en question, cette illusion disparaît et l'on se convainc que l'on a bien affaire à quelque chose de spécial. On voit alors que ces bandes se constituent de plusieurs filaments particulièrement épais et colorés, isolés ou groupés en faisceaux (fig. 2 et 3). Sur une coupe

1. Nous ne trouvons ni de description ni de représentation du fait que nous avons vu dans **Guignard**, Nouvelles études sur la fécondation. *Ann. des sc. natur. Botanique*, t. XIV, 1891 : non plus que dans **Strasburger**. Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd XXI. 1882. Nous avons aussi vainement consulté à cet égard : **Degagny**, Recherches sur la division du noyau cellulaire chez les végétaux. *Bull. de la Soc. botan. de France*, t. XLI et XLII : — **Sargant**, Some details of the first nuclear Division in the Pollen-mother Cells of Lilium Martagon. *Journ. of the roy. microsc. Sc.*, Pt. 3, 1895 ; — **J.-B. Farmer**. Nuclear Division an Pollen-mother Cells of Lilium Martagon. *Annals of Botany*, n° 9, et Ueber Kerntheilung in Lilium-Antheren besonders in Bezug auf die Centrosomen-Frage. *Flora*. 1895. Bd 80. Il n'en est pas question dans le compte rendu publié récemment par **Strasburger**. Zu dem jetzigem Stande der Kern-und Zellteilungsfragen. *Anat. Anzeiger*, n°s 6-7. 1893. — Un mémoire de **Belajeff**, Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen. *Flora*. Bd 79, Erganzungsb. 1894, n'a pu être consulté. Mais d'après l'analyse qu'en donne **Flemming** in *Ergebnisse* de 1895, il est probable qu'il ne contient rien d'intéressant à notre point de vue.

2. L'indication de ces procédés est donnée dans l'ouvrage de technique de **Bolles Lee et Henneguy**. Traité des méthodes techniques de l'anatomie microscopique, 2e éd., Paris. 1896.

presque transversale de la masse des filaments connectifs ces bandes se présentent sous l'aspect qui est représenté dans la figure 11.

La même disposition s'observe à un stade plus avancé de la cytodiérèse, lorsque les filaments connectifs ont disparu, que la plaque cellulaire est définitivement constituée et que ses dermatosomes constitutifs ont disparu. Généralement alors la formation en question affecte la figure d'un cône fortement coloré, dont la pointe est périphérique et correspond à l'extrémité de la ligne de séparation des deux cellules, c'est-à-dire de la plaque cellulaire, dont la base s'irradie vers les noyaux en voie de reconstitution (fig. 4 et 5). Cette base est ordinairement découpée en filaments (fig. 5).

Enfin un aspect différent, très fréquent, que peut prendre la même formation, est celui que représentent les figures 6, 7 et 8. Ici l'on voit aux deux extrémités de la plaque cellulaire un corps souvent très bien limité et visible même à un faible grossissement, de forme losangique, fortement coloré, nettement fibrillé; le grand diamètre du losange est perpendiculaire à la direction de la plaque cellulaire. Aux extrémités de ce grand diamètre on voit dans la figure 8 de petits corpuscules; dans la figure 6 une formation singulière existe à l'une seulement des extrémités de l'un des losanges.

Les rapports de ces formations avec la plaque cellulaire et le reste du cytoplasme ont besoin d'être précisés.

La plaque cellulaire s'arrête très souvent en deçà du corps énigmatique qui nous occupe, de telle sorte qu'on ne la voit pas à son niveau (fig. 5, 9); d'autres fois au contraire, on la distingue nettement à travers lui (fig. 6); ou même dans certains cas, elle se prolonge au delà (fig. 8). Si le corps losangique n'est qu'une manière d'être et un état modifié de la bande condensée et colorée qui nous a occupé en premier lieu, la situation variée où l'on trouve le corps losangique par rapport à la plaque cellulaire s'explique assez facilement puisque la bande et le corps qui en dérive sont localisés à une partie de la périphérie de la figure de plasmodiérèse. Dans la figure 8, les deux corps ne seraient pas situés aux extrémités du même diamètre, comme

c'est le cas en 7, mais plus rapprochés l'un de l'autre, ce qui permettrait de voir encore au delà d'eux, vers la périphérie, une certaine étendue de la plaque cellulaire.

Vis-à-vis du reste du cytoplasme, les cônes et les corps losangiques offrent les rapports suivants. On voit partir soit de la base des cônes, soit des pointes des losanges, deux traînées de protoplasma plus dense et plus coloré, qui se dirigent respectivement vers l'un et l'autre noyaux-fils. Ces traînées abordent les noyaux-fils, de forme ellipsoïdale, par leur extrémité et s'étalent un peu pour envelopper cette extrémité. C'est dans ces traînées de cytoplasme différencié que se perdent les filaments des cônes (fig. 5 et 7).

J'ai représenté (fig. 9 et 10) des aspects singuliers de ces mêmes formations, dont les figures rendent un compte suffisant. Étant exceptionnelles, elles n'ont que l'intérêt de leur bizarrerie.

La nature des bandes, des cônes et des losanges est indiscu table, grâce aux procédés de coloration employés, notamment à celui de Flemming. Dans toutes les préparations où la triple coloration par la safranine, le violet de gentiane et l'orange, suivant la méthode de Flemming, était *réussie*, ces formations se coloraient plus ou moins distinctement en violet comme celles des irradiations polaires, d'une manière distincte du cytoplasme ordinaire, qui prend une teinte orangée. La différenciation colorée est particulièrement bien marquée dans la figure 7. Les formations qui nous occupent sont donc faites d'un cytoplasme spécial, pour la désignation duquel le terme de kinoplasma employé par Strasburger pourrait servir, ayant l'avantage de les ranger à côté des fibres du fuseau, des irradiations polaires et autres formations kinoplasmiques auxquelles leur coloration particulière les fait ressembler.

Quelle est la valeur morphologique de ces formations? Je ne puis qu'émettre une hypothèse à cet égard. J'avais pensé d'abord qu'il s'agissait d'un reste, non encore employé, de filaments connectifs, rassemblés en un faisceau serré, mais destinés à se séparer plus tard. Mais le fait que les cônes et les corps losangiques persistent alors que déjà la plaque cellulaire est

complètement achevée parle à lui seul suffisamment contre cette supposition.

M. **Nicolas** m'a suggéré l'hypothèse assez séduisante, mais cependant assez difficilement acceptable, qu'il pourrait s'agir d'un reste fusorial, dont l'état ultime serait représenté par le corps losangique. En effet on sait que, chez les animaux, un reste fusorial semblable, de figure losangique aussi, a été signalé par plusieurs auteurs au niveau de la ligne de séparation cellulaire[1]. J'ai constaté d'autre part que le faisceau fortement rétréci de filaments connectifs épais que l'on trouve dans les cellules séminales de la Scolopendre à la fin de lacytodiérèse est également colorable en violet d'une manière élective par le procédé de triple coloration de Flemming. Les traînées de cytoplasme condensé, que j'ai décrites partant des extrémités du losange, appartiendraient aussi au reste fusorial, dont elles représenteraient les portions juxta-nucléaires.

La difficulté que soulève cette hypothèse est la suivante. Il faudrait admettre qu'il existe non plus un seul, mais deux points, deux centres distincts de séparation cellulaire, représentés par les deux corps losangiques. C'est ce que ne vérifie pas l'observation des stades ultérieurs de la division cellulaire.

Voilà pour la valeur morphologique de ces formations. Quant à leur importance physiologique, elle est nulle, puisqu'elles disparaissent sans laisser de traces, et qu'on ne les retrouve plus entre deux cellules-sœurs en repos.

Appendice.

Comme je me disposais à livrer cette note à l'impression, j'ai pris connaissance d'un mémoire de **Lavdowsky** publié dans un recueil où je ne pouvais tout d'abord songer à chercher des données sur la cytologie végétale[2]. **Lavdowsky** mentionne et

1. Voir par ex. : A. Prenant, Sur le corpuscule central. *Bull. de la Société des sciences de Nancy*, 1894, pl. II, fig. 18.
2. M. Lavdowsky, Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den tierischen und pflanzlichen Zellen. *Anatomische Hefte*, Bd IV, 1894.

figure (fig. 59 et 82), dans une cellule de la racine de *Vicia faba* et dans une cellule de la paroi du sac embryonnaire de *Lilium martagon*, les formations ci-dessus décrites : « Aux extrémités de la cloison on trouve très souvent des *amas condensés d'une matière colorable* qui revêt d'habitude la forme de petits croissants ou demi-lunes (fig. 59 et 82). Les régions épaissies sont les *amas* de substances « inconnues », qui d'après **Strasburger** se transforment en nucléoles et doivent ainsi reproduire à nouveau ces parties constituantes du noyau. Malheureusement je ne puis confirmer l'affirmation du célèbre botaniste allemand, et je crois que ces amas *n'appartiennent qu'au protoplasme et sont de nature réellement transitoire*. Dans les cellules animales, petites ou grosses, ces amas ne se présentent jamais » (p. 434) [1].

La découverte de ces formations appartient donc réellement à **Lavdowsky**, qui le premier a attiré l'attention sur elles. J'ai montré de plus, dans la présente note, qu'elles ont une structure fibrillaire, qu'elles se colorent d'une façon élective à la manière des fibres kinoplasmiques, et qu'elles proviennent des filaments connectifs.

Explication de la planche VI.

Toutes les figures ont été dessinées à l'aide de l'oculaire compensateur 6 et de l'objectif à immersion homogène 1,30, 20 mm. de Zeiss; le grossissement est donc de 750 diam.

Toutes sont prises dans l'ovaire de la *Fritillaria imperialis*, soit au niveau du nucelle, soit dans le reste du tissu des carpelles : — sauf les figures 6 et 11, qui sont empruntées au *Lilium candidum*, la première provenant du point végétatif, la deuxième du nucelle. Les préparations qui ont servi à dessiner ces figures proviennent d'objets fixés par le liquide de Flemming. Pour les figures 2, 4 et 10, la coloration a été faite par l'hématoxyline ferrique de M. Heidenhain. Les autres ont été colorées par la méthode de triple coloration de Flemming.

Pour les détails de l'explication des figures, voir le texte.

1. Les mots soulignés dans la citation ne le sont pas dans l'original.

SUR LE ROLE DES CALCOSPHÉRITES

DANS LA

CALCIFICATION A L'ÉTAT PATHOLOGIQUE

Par Auguste PETTIT
Docteur ès sciences.

PLANCHE VII

Malgré leur extension considérable dans l'organisme, les calcifications sont encore au nombre des questions obscures de la physiologie et de la pathologie générales; d'autre part, ces processus présentent un double intérêt spéculatif et pratique, car seule leur connaissance approfondie pourra permettre de provoquer, dans un but expérimental ou thérapeutique, la métamorphose calcaire des tissus.

Telles sont les raisons qui m'ont engagé à décrire dans les pages qui suivent des productions spéciales, dues à la transformation calcaire et dont la présence et le rôle chez l'Homme et les Mammifères ont été jusqu'à ce jour méconnus.

L'histoire de ces corps date du mémoire du professeur Harting sur la production artificielle des formations calcaires organiques [1].

Dans une série mémorable d'expériences, le savant hollandais montre qu'il est possible d'obtenir par voie synthétique des corpuscules calcaires qui sont formés de deux substances, l'une minérale, l'autre organique.

1. HARTING, Recherches de morphologie synthétique sur la production artificielle des formations calcaires organiques. *Verhandelingen der Kk. Akademie von Wetenschappen, Amsterdam*, 1873.

Le dispositif expérimental d'ailleurs est des plus simples; il s'agit simplement de faire naître le précipité calcaire au milieu du liquide organique par la double décomposition d'un sel calcaire soluble et d'un carbonate ou d'un phosphate alcalin. L'essentiel est que la rencontre et le mélange des solutions précédentes ne se fassent qu'avec une extrême lenteur.

Pour obtenir ce résultat, **Harting** procède de diverses façons :

1° On dépose simplement dans un flacon de l'albumine (œuf de Poule), et du chlorure de calcium ; ensuite on ajoute du carbonate de potassium ;

2° On peut retarder le mélange des différents ingrédients en renfermant les sels minéraux dans des appareils à diffusion ;

3° Mais le mieux est de se servir d'une assiette ; on verse dans celle-ci de l'albumine (ou de la bile, de la gélatine, du sang, etc.) de façon à ce qu'elle y forme une couche de 1 cm. à 1 cm., 5 d'épaisseur, puis on dépose aux extrémités du même diamètre du chlorure de calcium et du carbonate de potassium.

Les sels se dissolvent alors peu à peu et vont très lentement à la rencontre l'un de l'autre.

On peut encore ralentir le mélange en enveloppant les sels d'un morceau de papier brouillard serré par une ficelle.

Dans ces conditions, il se produit au bout de quelques semaines [1] des corpuscules calcaires à base organique, des *calcosphérites* [2], pour employer l'expression même de **Harting**. Ces corps se forment d'une manière différente suivant les endroits où ils se sont développés ; dans le même récipient, plusieurs formes de corps calcaires prennent naissance simultanément, mais chacune à un endroit particulier.

La formation des calcosphérites suppose d'ailleurs un équilibre parfait.

Ordinairement on peut suivre leur genèse au moyen des couches concentriques [3], puisque celles-ci représentent des lignes d'accroissement. « La partie centrale du globule se distingue

1. La durée de la formation varie selon la température entre deux et huit semaines.

2. *Loco cit.*, p. 49.

3. Les couches concentriques peuvent être parfois assez nombreuses, 25 au maximum.

très souvent par son apparence granuleuse qui la rend moins transparente que les parties environnantes, et lorsque cette partie centrale est bien circonscrite, elle se présente comme une espèce de noyau contenant encore souvent un corpuscule plus petit qu'on pourrait prendre pour un nucléole [1]. » **Harting** n'hésite pas à reconnaître qu'il est difficile d'expliquer l'apparition des couches concentriques : toutefois, à son avis, elles indiquent que l'accroissement ne se fait pas sans interruption.

En tout cas, un fait intéressant est certain : c'est l'imprégnation d'un substratum organique par un sel calcaire. Si on fait dissoudre dans l'acide acétique un calcosphérite, il reste un stroma composé par une substance albuminoïde spéciale, par de la *calcoglobuline*. Cette dernière n'est pas de la chitine véritable, mais elle est identique à la substance albuminoïde contenue dans celle-ci. La calcoglobuline a la propriété d'absorber les substances pigmentaires qui se trouvent en sa présence, tant de provenance animale que de provenance végétale (safran, curcuma, tournesol, etc.).

Ces corpuscules affectent des formes extraordinairement variées; d'ailleurs la cause la plus influente des modifications de la structure des calcosphérites est représentée par leur réunion, qui a pour effet de mettre un terme à leur accroissement aux endroits où les surfaces se touchent, tandis que l'accroissement continue encore, là où ces surfaces sont libres. Les formes les plus diverses sont ainsi produites.

Parmi celles-ci, une forme désignée par **Harting** sous le nom de *conostat* [2] mérite une attention spéciale : il s'agit de corpuscules allongés, creusés d'une cavité conique et qui s'accroissent de façon à présenter toujours un évasement des parties les plus élevées.

En dernière analyse, des recherches de **Harting** ressortent les conclusions suivantes : les substances albuminoïdes et collagènes donnent en présence des bases alcalino-terreuses, des calcosphérites caractérisés par l'association d'un sel calcaire à

1. P. 49.
2. P. 53.

un substratum organique ainsi que par des propriétés optiques remarquables (polarisation, croix noire).

En outre les expériences du professeur hollandais montrent que par voie de synthèse il est possible d'obtenir un grand nombre de formes cristallines absolument comparables à celles qu'on observe dans les organismes : tel est le cas des otolithes, des mammilles de la coque de l'œuf des Oiseaux, des sclérodermites des Alcyonaires, des coccolithes, des cyatolithes et des discolithes qu'on considérait jusqu'alors comme des produits de l'activité cellulaire animale, mais qui ne sont que le résultat des forces physico-chimiques [1].

Par une coïncidence assez fréquente dans l'histoire des Sciences, **Dastre** et **Morat** devaient retrouver presque simultanément, mais d'une manière indépendante, les faits déjà observés par **Harting**; en effet, dans une note présentée à l'Institut en 1874, ces auteurs appelaient l'attention sur la *nature chimique des corps qui dans l'organisme présentent la croix de polarisation* et qu'ils obtenaient expérimentalement en faisant agir les bases alcalino-terreuses sur les substances albumineuses et collagènes; enfin ils définissaient chimiquement le substratum organique de ces cristaux; pour **Dastre** et **Morat**, il s'agissait de lécithine, composé extrêmement remarquable par ses propriétés chimiques, et très répandu dans l'organisme; celui-ci « forme près d'un dixième en poids du jaune d'œuf de la Poule... La lécithine sort toujours de ses dissolutions alcooliques et éthérées à l'état de dépôts floconneux, amorphes en apparence, mais en réalité formés de sphéroïdes à structure très régulière et présentant le caractère optique de la croix [2]. »

Sans méconnaître en aucune façon la haute valeur des travaux de **Harting**, je ne puis pas ne pas rappeler que dès

1. Depuis la publication de **Harting**, les calcosphérites ont été l'objet, de la part de nombreux auteurs, de descriptions étendues tant chez les animaux que chez les végétaux; comme l'étude de ces cristaux, dans les différents groupes zoologiques ou botaniques, ne rentre pas dans le cadre de cette note, je ne saurais mieux faire que de renvoyer à l'intéressant mémoire de **von Nathusius** dans lequel on trouvera la bibliographie complète du sujet.

2. *Comptes rendus*, 1874, p. 1081. — **Dastre** en outre revient sur l'étude de ces corps dans sa thèse : Des corps biréfringents de l'œuf des ovipares, Paris, 1876, p. 133-134.

1847 **Robin** et **Verdeil** indiquaient nettement l'existence dans l'organisme animal de combinaisons albuminoïdes spéciales, identiques à celles étudiées par le savant hollandais.

Tout en établissant que dans la plupart des tissus le carbonate de chaux est à l'état amorphe, ces auteurs montrent cependant que dans les reins des enfants mort-nés ce sel se présente sous l'aspect de masses sphériques « formées évidemment d'aiguilles groupées autour d'un centre [1] ». En outre, ils retrouvent des formes absolument semblables dans les urines du Cheval et du Lapin, la salive du Chien, etc. [2]. Quant à la nature de ces cristaux, les auteurs du *Traité de chimie anatomique* sont aussi explicites que **Harting** lui-même : « Il est, disent **Robin** et **Verdeil**, un fait très important à noter parce qu'il est commun à la plupart des phosphates, même à base de soude, ainsi qu'au sel marin, mais à un degré moindre. Ce fait est le suivant : c'est que ces cristaux, en se déposant dans des liquides qui contiennent même assez peu de substances organiques non cristallisables, en entraînent avec eux au moment de la cristallisation et se fixent à elles. On voit, en effet, toujours ces cristaux-là laisser, après l'action de l'acide chlorhydrique, une sorte de trame homogène, très transparente, de substance organique, qui conserve la forme du cristal attaqué, en sorte que le solide cristallin est plus volumineux que la masse réelle du sel qui entre dans sa composition, sel auquel ce solide doit pourtant sa forme. On peut suivre la marche graduelle de l'action de l'acide sur les cristaux qui ont cette trame, car ils sont moins rapidement attaqués que les autres. La trame des cristaux qui sont sphériques ou qui dérivent de la sphère laisse habituellement vers son centre une petite granulation ronde ou ovale, sorte de noyau central, et autour de lui sont des lignes concentriques, ou bien le centre est seulement parsemé de fines granulations. Des lignes ou stries concentriques se voient aussi sur la trame de la plupart des formes en sablier.

... *Ainsi toutes les fois qu'en se déposant, le carbonate de chaux*

1. Voy. pl. III, 2, bb.
2. Traité de chimie anatomique, t. II, p. 224-248; voy. également l'Atlas : pl. III, fig. 2; pl. V, *v*, *u*; pl. XIII, 3; pl. XV, fig. 4.

se trouve en présence de substances organiques il en entraîne une certaine quantité, se fixe à elles, et les cristaux qui se forment sont colorés [1]. »

Dans un intéressant mémoire [2] publié en 1890, **W. von Nathusius**, après avoir tracé un tableau très complet de l'historique de la question, fixe définitivement nombre de faits relatifs à la structure et à la genèse des calcosphérites. Il a le mérite d'étudier ces derniers histologiquement et dans ce but préconise le chlorure d'or au 1/1000 et le vert de méthyle, dont l'action n'est pas absolument constante. Le chlorure d'or colore le centre assez intensivement pour donner l'impression d'un noyau (fig. 13, *a*) : mais ce n'est là qu'une illusion, ainsi que le montrent les examens de la préparation éclairée successivement par en haut et en bas. Enfin, en se basant tant sur ses observations personnelles que sur celles des auteurs, **W. von Nathusius** montre que ces formations [3] ont une extension considérable dans les deux règnes : elles sont en effet communes aux plantes et aux animaux (coquilles d'œufs d'Oiseaux, coquilles de Mollusques [4], perles, etc.).

Ce sont d'ailleurs là des faits qui ne sont pas l'apanage exclusif de certains groupes zoologiques; ainsi que le montrent les deux observations qui font l'objet de cette note; les calcosphérites peuvent exister chez tous les animaux, aussi bien chez les êtres inférieurs que chez les plus élevés des Vertébrés, chez l'Homme lui-même.

*
* *

Calcosphérites chez le Zèbre.

Ma première observation se rapporte à un Zèbre [5] mort à la ménagerie du Muséum de Paris.

1. P. 240-241, *loco cit.*
2. Untersuchungen über Hartings'che Körperchen. *Zeitschrift für w. Zoologie*, t. 49, p. 602-649, 1890.
3. **W. von Nathusius** fait toutefois des réserves sur l'assimilation des calcosphérites formés spontanément et des formations obtenues synthétiquement.
4. Voy. **Monnier de Villepoix**, Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques, Paris, 1893.
5. Les matériaux de cette observation ont été recueillis au Laboratoire de M. le professeur **Filhol**.

A l'autopsie de cet animal, je fus tout d'abord frappé par l'état de décomposition avancée des viscères, bien que la mort ne remontât qu'à quelques heures; la rate et foie ne formaient déjà plus que des masses friables.

Le système urinaire était surtout atteint. Le sommet antérieur du rein droit était occupé par un kyste volumineux, du volume du poing, renfermant à son intérieur une masse gluante, qui, par sa couleur et sa consistance, rappelait fort exactement le mastic fraîchement préparé.

Ce magma n'adhérait pas à la membrane du kyste; il en était séparé par une petite quantité d'un liquide analogue au contenu des kystes séreux qu'on observe chez l'Homme. La portion antérieure du kyste était libre et proéminait dans la cavité abdominale; la partie postérieure, au contraire, était intimement soudée à la substance rénale, comme le montre la figure 1.

La structure de la membrane kystique est, en somme, celle des kystes séreux de l'Homme; elle se résume en une trame lamineuse (*tr.*) dépourvue d'épithélium, présentant une vascularisation assez développée. On passe d'ailleurs insensiblement du parenchyme rénal au tissu conjonctif de néoformation; celui-là a subi de profondes altérations qui s'étendent à la totalité de l'organe : en aucun point il n'existe de canalicules absolument normaux; presque partout on constate de la nécrose de coagulation.

D'une façon générale, on observe une altération des éléments constitutifs du rein d'autant plus accusée qu'on s'éloigne des parties centrales; mais c'est au voisinage de la poche kystique que les lésions sont le plus manifestes.

Au contact du tissu conjonctif du kyste, les canalicules urinifères ne forment plus qu'une masse fragmentée, d'aspect vitreux, affectant après l'action du picrocarmin une teinte rougeâtre diffuse; quant aux glomérules de Malpighi, ils se transforment progressivement en des globes anhistes qui, au voisinage de la poche, ne sont plus constitués que par une sorte de coagulum réfringent, à contours nettement arrêtés, rétracté à l'intérieur de la cavité glomérulaire.

Le foie est également le siège d'une nécrose intense; les

Janvier 1897.

tissus de l'intestin ont subi la même altération, peut-être même à un degré encore plus accusé; sur des coupes de ce dernier, on ne parvient plus à colorer aucun noyau et dans les parties les plus superficielles on observe des cristaux, disposés en strates plus ou moins réguliers, de forme cubique, et fixant intensivement le picrocarmin, l'hématoxyline.

Le contenu de la poche mérite une description spéciale.

Au microscope, celui-ci se résout en une infinité de formes cristallines parmi lesquelles on peut reconnaître à première vue des cristaux d'oxalate de chaux.

Les autres cristaux sont représentés par des sphérolithes de forme très variée présentant au microscope polarisant les propriétés de la calcite. L'analyse chimique [1] confirme cette indication : les acides minéraux concentrés ou en solution diluée, l'acide acétique dissolvent avec dégagement de bulles gazeuzes les sphérolithes.

Traitée par l'acide sulfurique, la masse intrakystique donne naissance d'une part à un dégagement d'acide carbonique [2] et d'autre part à du sulfate de chaux cristallisé en longues lames bien reconnaissables à leur macle et à leur aplatissement suivant g_1.

Les calcosphérites traités par les acides ne sont pas complètement détruits; il reste toujours un résidu qui constitue la trame organique du sphérolithe; celle-ci est insoluble dans les acides et semble être de nature albuminoïde. Isolé du dépôt calcaire ou même encore associé à lui, le stroma de ces calcosphérites présente la réaction de Millon et d'Adamkiewicz. Par contre, comme dans le cas observé par **Olivier** [3], il ne fournit pas la coloration de Van Gieson, mais il se colore assez bien en violet par l'hématoxyline, le picrocarmin, le vert de méthyle, etc.

Au point de vue morphologique, les calcosphérites que renfermait le kyste du Zèbre en question présentent une diversité presque infinie ; cependant, comme ils se relient les uns aux

1 Je me fais un plaisir d'adresser ici mes remercîments au **Dr Chabrié** pour les utiles indications dont je lui suis redevable.

2. Ainsi que le montrent les réactions chimiques.

3. Voy. plus loin, p. 123.

autres par une série de transitions insensibles, on peut se borner à décrire un nombre de formes typiques auxquelles il est possible de rattacher toutes les autres.

Les calcosphérites les plus simples sont en même temps les plus petits, ils se réduisent à une petite masse arrondie, fortement réfringente, et dont le diamètre ne dépasse guère, dans nombre de cas, un micron[1].

Parmi ces formations de petite taille, nous signalerons encore de minuscules bâtonnets plus ou moins épais (fig. 2).

Ces sphères et ces bâtonnets résument en quelque sorte toutes les autres formations qui seront décrites plus tard; elles représentent en somme les types fondamentaux de tous les calcosphérites que renferme le kyste.

C'est ainsi que les petits cristaux sphériques peuvent s'agglomérer de façon à constituer des masses volumineuses telles que celle qui est figurée en 3; d'autres calcosphérites ont au contraire, et c'est d'ailleurs ce qu'on observe dans la majorité des cas, une structure beaucoup plus simple; ils sont constitués par une masse unique assez homogène; tels sont les cristaux figurés en 4, 5, 6 et 7 et dont la dimension peut atteindre un chiffre élevé (150 μ)[2].

Observés à un fort grossissement, ces calcosphérites présentent une double striation radiale et concentrique.

Les zones concentriques sont, à la vérité, assez vaguement indiquées et peu nombreuses : leur nombre en effet ne dépasse généralement pas quatre ; la dernière est figurée par un trait noir, réfringent, qui limite le cristal et dont l'épaisseur est variable (fig. 4, 5, 6, 7). En outre, dans quelques cas (fig. 4 et 5), le calcosphérite est nettement subdivisé en deux zones : la zone centrale (fig. 2, *zc*) étant sensiblement plus volumineuse que la zone périphérique (fig. 2, *zp*).

Quant aux striations radiales, elles sont très fines et très nombreuses et émanent toutes d'un point central sur lequel je reviendrai plus loin; elles sont en général fort régulièrement disposées;

1. Quelques-uns de ceux-ci sont représentés fig. 2.
2. Ce sont les calcosphérites les plus volumineux qui offrent la plus grande différenciation structurale.

cependant certaines d'entre elles peuvent chevaucher les unes sur les autres; en outre dans certains calcosphérites [1], il existe autour du centre une striation en 8; enfin certaines striations radiales peuvent acquérir une importance prédominante [2].

A leur extrémité périphérique, les striations sont irrégulièrement limitées; en revanche elles se terminent toutes exactement de façon à délimiter un point central dont l'aspect varie suivant les conditions d'observation : lorsque l'objectif est mis exactement au point sur le centre du calcosphérite, ce dernier affecte l'apparence d'un point très brillant [3]; dans les autres conditions (notamment en mettant au point, soit sur la partie inférieure, soit sur la partie supérieure) le centre se présente comme une tache noire foncée; dès lors il semble rationnel d'admettre que les parties centrales des calcosphérites du Zèbre sont occupées par une cavité remplie d'air, contrairement à ce que Olivier a constaté dans les corps calcaires qu'il a observés dans un cancer gélatineux du sein [4].

D'autre part, en se groupant, les petites sphères dont il était question plus haut donnent naissance à différentes formations : elles peuvent se grouper deux à deux, trois à trois, etc. (fig. 6, 8, 9 et 1 *a*), elles constituent ainsi des masses muriformes plus ou moins régulièrement mamelonnées.

Je signalerai maintenant certains cristaux, dus vraisemblablement à la coalescence de deux sphères (fig. 6 et 9); on observe d'ailleurs toute une série de formes intermédiaires, entre celles qui résultent du simple accolement, et celles qui sont le résultat de la fusion presque complète de deux sphérites. Comme cela est figuré en 9, on peut en certains cas constater facilement l'existence de deux éléments; parfois, au contraire, l'origine double du calcosphérite est simplement indiquée par un étranglement annulaire; en outre, dans ces conditions, il existe fréquemment deux points centraux et les striations spéciales dont il a déjà été fait mention.

Les formes qui peuvent se rattacher aux formations bacillaires

1. Voy. fig. 6.
2. Voy. fig. 5 et 7.
3. Voy. fig. 4 et 7.
4. Voy. plus loin, p. 123.

sont beaucoup moins nombreuses; toutes rappellent plus ou moins exactement la forme d'un sablier; d'ailleurs, comme les autres calcosphérites, elles présentent un (fig. 11) ou deux (fig. 10) points centraux, et une double striation radiale et concentrique; celle-ci, il est vrai, est moins accusée que dans les éléments de forme sphérique.

Enfin je mentionnerai une série de formes plus ou moins aberrantes mais qui néanmoins présentent la même structure fondamentale :

a. — Des sphères (fig. 12) réunies par un pédicule;

b. — Des sortes de croix de Saint-André formées par le groupement de quatre éléments limités par des lignes fortement réfringentes ; le système ainsi constitué peut avoir un aspect plus ou moins géométrique (fig. 14).

c. — Des sortes de chapelets résultant du groupement linéaire d'un nombre variable de sphérites (fig. 1, *e*).

d. — Des formes irrégulières et de petites dimensions (fig. 1, *f*).

En général la surface de tous ces cristaux est lisse, néanmoins en quelques cas, rares à la vérité, elle est hérissée de petites aspérités.

Les réactifs colorants ont une action très inégale sur les différentes formes de calcosphérites : d'une façon générale, cependant, on peut dire que les plus volumineux (50 μ) se colorent difficilement, les plus petits intensivement.

Ce sont le violet de gentiane et le vert de méthyle [1] qui m'ont fourni les préparations les plus instructives; d'ailleurs il convient de remarquer que les résultats fournis par les divers réactifs colorants [2] ne diffèrent pas sensiblement entre eux.

Les formes de petite dimension, vraisemblablement parce qu'elles renferment la plus grande proportion de substance albuminoïde, fixent énergiquement les teintures histologiques, de sorte qu'on a l'impression d'une petite masse fortement colorée dans laquelle on ne distingue que difficilement quelques stria-

1. Montage au baume.
2. J'ai traité les cristaux en bloc dans des tubes à essai de très petites dimensions.

tions radiales. Au fur et à mesure que le cristal s'accroît, la coloration perd de son intensité, et dans les formes de dimensions moyennes on constate simplement l'existence d'une série de zones inégalement colorées, mais toutes assez facilement reconnaissables. A la périphérie on constate une condensation de la matière colorante sans qu'on puisse toutefois conclure à l'existence d'une membrane distincte [1].

Enfin, j'insisterai sur les caractères optiques de ces formations [2].

Si on examine ces calcosphérites dans la lumière polarisée sur champ noir, c'est-à-dire lorsque les nicols sont croisés, on aperçoit, quand la mise au point est exacte, tous les détails de structure du calcosphérite et en outre la croix noire (fig. 15) à branches épanouies qu'on observe dans les corps radiés, dans le tissu osseux, les grains d'amidon. En faisant varier la position de l'objectif de façon à mettre au point sur la face supérieure ou sur la face inférieure, la structure du calcosphérite ne se présentera plus nettement à l'œil de l'observateur; cependant la croix noire ne cessera pas d'être visible, et sur les formations les plus volumineuses on pourra distinguer une série d'anneaux colorés rappelant très exactement ceux que présente le carbonate de chaux observé en lumière convergente lorsqu'il est taillé perpendiculairement à son axe.

Il convient de faire remarquer qu'en faisant tourner la préparation sur la platine du microscope, on constate que les calcosphérites demeurent brillants dans toutes les positions : il n'y a pas d'extinction.

Toutes les croix de polarisation sont orientées de la même façon et leur position ne change pas, quelque position qu'on donne à la préparation; ces images, comme l'a fait observer le Professeur **Ranvier**, à propos des lamelles osseuses, ne proviennent donc pas d'une structure particulière des calcosphérites en certains points.

Les phénomènes optiques qui viennent d'être décrits ne se

1. J'ai en outre utilisé, suivant les indications de **W. von Nathusius** le carmin-gentiane et le chlorure d'or, mais sans grand avantage.
2. J'adresse mes respectueux remercîments à M. le professeur **Lacroix**, qui a bien voulu me guider dans cet examen.

présentent pleinement réalisés que dans les plus gros calcosphérites. Dans les corpuscules de forme sphérique, la croix noire se présente sous l'aspect de quatre secteurs perpendiculaires deux à deux; dans les corps en sablier la branche dirigée suivant le grand axe est seule manifestement épanouie; la petite branche qu'on observe à l'union des deux masses est simplement représentée par un trait noir relativement étroit. Les anneaux concentriques sont disposés suivant des arcs de cercle parallèles dont les centres seraient situés sur le grand axe prolongé.

La netteté des images diminue en même temps que la taille des calcosphérites; sur les très petites formations on ne peut distinguer ni croix noire ni anneaux concentriques; on constate simplement que celles-ci polarisent la lumière.

Il est intéressant de noter que ces mêmes calcosphérites, observés en lumière convergente, ne présentent plus les phénomènes optiques qui viennent d'être indiqués.

En tous cas, il est important de rapprocher ces phénomènes pathologiques des expériences *in vitro* de **Harting**, de **Dastre** et **Morat**, et de **W. von Nathusius**; vraisemblablement on est en droit d'invoquer le même processus dans les deux cas; on peut admettre, en effet, que, au sein de la poche kystique distendue par du liquide séreux, se sont déposés des calcosphérites dont les éléments minéraux étaient fournis par les nombreux vaisseaux qui parcouraient la paroi de la tumeur; les albuminoïdes renfermés dans celle-ci en constituaient la trame organique; nous serions donc ici en présence d'une répétition *intra vitam* de l'expérience de **Harting**.

*
* *

Calcosphérites dans une tumeur du maxillaire chez l'homme.

La seconde observation de calcosphérites se rapporte à une tumeur du maxillaire inférieur développée chez l'Homme [1].

1. Je dois à mon excellent maître, M. le professeur **Le Dentu**, d'avoir pu étudier cette pièce qui provenait d'un de ses opérés.

A la coupe macroscopique, le maxillaire se présente comme une masse compacte assez homogène, mesurant environ 8 centimètres de large. Les parties centrales sont occupées par un nodule brunâtre, creusé irrégulièrement de larges alvéoles ; celui-ci est logé dans une sorte de loge nettement limitée par un tissu dense, homogène, d'une couleur blanc nacré, qui s'étend jusqu'au voisinage des zones périphériques.

Le nodule central a une structure spéciale sur laquelle j'insisterai, et seul il renferme des calcosphérites; le tissu périphérique se compose d'îlots osseux (os véritable avec ostéoblastes) séparés les uns des autres par une trame conjonctive très dense. L'élément conjonctif est infiltré de cellules inflammatoires assez peu abondantes en général, mais qui, au voisinage de la loge centrale, deviennent extrêmement nombreuses.

Le nodule central (fig. 16) se compose essentiellement d'îlots osseux irréguliers dans l'intervalle desquels circulent de nombreux vaisseaux; les espaces libres sont remplis par un coagulum renfermant un nombre variable de cellules embryonnaires; enfin, en certains points, les coupes sont parsemées de bandes fibreuses.

Les préparations donnent l'apparence d'îlots irréguliers, formés de tissu conjonctif ou surtout de tissu osseux (avec ostéoblastes) séparés les uns des autres par des lacunes irrégulières. Celles-ci, comme il a été indiqué précédemment, sont remplies d'une masse amorphe dans laquelle sont disséminés des calcosphérites. Ces corpuscules mesurent au maximum 35 µ et présentent une structure complexe.

La nature calcaire de ces corps est facile à mettre en évidence; il suffit de les mettre en contact avec un acide (acide acétique, acide chlorhydrique, par exemple) pour provoquer la formation de bulles d'acide carbonique. Comme ces corpuscules ont en outre un stroma organique et qu'ils présentent la croix noire de polarisation, il est légitime de les assimiler à ceux obtenus expérimentalement par **Harting**. Après l'action de l'acide, l'aspect du calcosphérite n'est pas sensiblement modifié, car le substratum organique n'est pas attaqué par cet agent.

Non décalcifiés, ces corps se présentent au microscope comme

des sphéroïdes assez réguliers présentant une double striation concentrique et radiale. Le centre est occupé dans la plupart des corpuscules calcaires par une formation spéciale qui fixe intensivement les colorants histologiques usuels; quelles que soient les conditions d'éclairement dans lesquelles se pratique l'observation, en lumière transmise ou en lumière réfléchie, ces formations se présentent toujours comme des masses plus sombres que les autres parties du calcosphérite.

Néanmoins, il est difficile de décider si les parties centrales représentent des noyaux cellulaires véritables, comme dans le cas d'Olivier dont il sera parlé plus loin.

Sur les coupes décalcifiées et colorées (hématoxyline, hématéine, carmin aluné) les corps en question présentent encore un noyau central fortement coloré, mais les striations (surtout les striations radiales) sont plus accusées qu'avant l'action des acides. En outre, au point de vue de la coloration, les différentes portions se colorent fort inégalement. Comme je l'ai déjà indiqué, le centre est intensivement teinté; mais, tandis que les zones périphériques sont assez fortement colorées pour donner l'apparence d'une couronne distincte, les parties intermédiaires, au contraire, ne se teintent que faiblement ou même pas du tout. Cet aspect est figuré en 16.

Un point mérite encore l'attention : ce sont les rapports qu'affectent les calcosphérites vis-à-vis des masses de tissu osseux déjà signalées. En effet, à côté des calcosphérites (c_1) qui sont disséminés au sein même du coagulum qui remplit les lacunes, il en existe d'autres (c_2) qui sont en contact immédiat avec le tissu osseux; une troisième catégorie (c_3) se confond plus ou moins intimement avec ce dernier; enfin, dans d'autres cas, les calcosphérites (c_4,c_5) englobés presque complètement dans la masse osseuse sont difficilement reconnaissables et ne se présentent plus que comme une bande ondulée indissolublement unie au tissu osseux.

Je m'empresse de reconnaître qu'il m'est impossible d'expliquer la genèse des ostéoblastes dans le tissu ainsi formé; toutefois, le fait qu'il existe une série de transitions insensibles entre les calcosphérites libres et le tissu osseux lui-même me semble

montrer que ce dernier est dû, en partie tout au moins, à la coalescence et à la fusion des corpuscules calcaires.

Il est intéressant de rapprocher cette observation de phénomènes réalisés *in vivo* de la curieuse expérience de **Harting** relative à la minéralisation *in vitro* du cartilage. « L'ossification du cartilage, dit cet auteur, est un phénomène beaucoup plus compliqué que les calcifications dont nous venons de passer la revue. L'apparition des points osseux va de pair avec une espèce de liquéfaction de la substance hyaline et avec l'apparition de cavités où pénètrent les vaisseaux sanguins et le tissu conjonctif. On ne peut pas par conséquent s'attendre à l'imiter tout à fait. Cependant l'expérience a prouvé qu'on peut l'imiter jusqu'à un certain point, puisqu'on peut faire naître non seulement des petits amas de calcosphérites dans les cavités, mais que ces amas, en grandissant, empiètent bientôt sur la substance hyaline; il faut par conséquent bien admettre qu'il y a aussi dans ce cas-ci une liquéfaction de cette substance [1]. » En effet si l'on plonge des petits morceaux de cartilage (larynx de Bœuf) d'abord dans une solution très concentrée de chlorure de calcium et ensuite dans des solutions également concentrées de carbonate de potasse ou de bicarbonate de soude, on constate, après quelques semaines, une calcification partielle du cartilage; les cavités sont remplies de corps calcaires qui ont pris la forme des cellules.

Quoi qu'il en soit, la présence des calcosphérites au sein des tissus des Mammifères n'est pas rare; en réalité, c'est simplement à l'ignorance des travaux de **Harting** et de **W. von Nathusius** qu'il faut attribuer le silence des anatomo-pathologistes [2] sur ces formations.

Je ne puis songer à passer en revue toutes les descriptions des auteurs relatives à des corpuscules calcaires observés dans les tissus des Mammifères; je me bornerai à signaler quelques

1. *Loc. cit.*, p. 74-75.

2. Ces recherches semblent également ignorées des zoologistes, ainsi qu'on pourra s'en convaincre en parcourant certains travaux relatifs à la coquille des Mollusques. M. **Giard** s'est par contre attaché à faire connaître ces recherches, en particulier celles de **W. von Nathusius**.

travaux où l'assimilation [1] des corps qui y sont décrits avec des calcosphérites me semble particulièrement justifiée.

Tel est le cas des calculs urinaires observés par **W. Ebstein** [2] et qui, d'après la description même de l'auteur, possèdent un « organisches Gerust [3] », une double striation concentrique et radiale et enfin ont pour origine des cellules épithéliales [4] des voies urinaires calcifiées [5]. De même, s'agit-il vraisemblement de calcosphérites dans le curieux cas étudié par **E. Olivier** [6]. Dans un cancer du sein droit (Femme), cet auteur a en effet constaté l'existence de corps calcaires plus ou moins régulièrement sphériques, de 7 à 150 μ de diamètre, et présentant une double striation concentrique (large ou linéaire) et radiale (plus ou moins accusée). En outre, et c'est là un fait caractéristique, ces corps calcaires ont un stroma organique absolument comparable à celui des corpuscules de **Harting**.

Malheureusement, ni **Ebstein** ni **Olivier** ne nous donnent de renseignements sur les propriétés optiques des corpuscules en question; dès lors on ne peut rationnellement émettre que des suppositions sur la nature de ceux-ci. Quoi qu'il en soit, un fait est constant : ainsi que **H. Stilling** [7] a eu le mérite de l'établir, les corps calcaires aussi bien que les concrétions hya-

1. Je n'oublie pas que cette assimilation est particulièrement délicate; suivant la remarque de **W. von Nathusius** : « Bezuglich der Aufgabe, welche ich mir ursprunglich stellte : Vergleich der Harting'schen Körperchen mit den Gebilden, welche in einigen Eischalenüberzugen gefunden waren, hatten sich wesentliche Unterschiede zwischen beiden ergeben. Gänzlich verschiedene Verhalten gegen Farbenmittel, gegen Kalilosung, gegen polarisirtes Licht, weist schon auf Unterschiede in der innersten Beschaffenheit hin, welche sich aus in der feineren Struktur zeigen. Lezteres und A. darin, dass in den Eischalenkörperchen niemals radiare Streifung vorkommt. » P. 630-631.

2. Natur und Behandlung der Harnsteine, 8°, 1884.

3. *Loco cit.*, p. 58.

4. *Loco cit.*, pl. II, fig. 5.

5. Voy. en outre les curieuses expériences de **Ebstein** et **Nicolaïer** (Ueber die experimentelle Erzeugung von Harnsteine; *Wiesbaden*, 1891), relatives à la production expérimentale des calculs urinaires. Ces auteurs, en faisant ingérer à des Chiens de l'oxamide, ont déterminé la production de calculs « mit einem aus einer Eiweissubstanz bestehenden organischem Geruste », p. 113.

6. Je renvoie au mémoire de cet auteur (Cancer gélatineux du sein avec corps calcaires. *Beitr. zur patholog. Anatomie und zur allg. Pathologie*, Bd XVII, 1895) pour la révision si complète de tous les cas présentant quelque analogie avec le sien.

7. On doit à **H. Stilling** d'avoir le premier établi, en 1884, l'origine cellulaire des concrétions calcaires prostatiques; ce fait a été confirmé à diverses reprises et doit être considéré comme définitivement acquis à la science.

lines [1] ont, dans un grand nombre de cas, pour origine des éléments cellulaires, c'est-à-dire un substratum organique.

De l'ensemble de ces faits il résulte qu'on doit considérer les calcosphérites non plus comme des produits de l'activité vitale, mais comme le résultat de forces physico-chimiques dont l'action peut se manifester chez tous les êtres organisés.

Explication de la planche VII.

Les figures 1-15 se rapportent au Zèbre, la figure 16 à la tumeur humaine.

Fig. 1. — Paroi du kyste (alcool, hématoxyline, collodion, baume). — *tr*, trame lamineuse limitant le kyste; *v*, vaisseaux; m_1, m_2, glomérules de Malpighi plus ou moins altérés; *c*, canalicules urinaires; *str*, tissu conjonctif interstitiel.

Fig. 2. — Différentes formes de calcosphérites de petites dimensions;

Fig. 3. — Calcosphérites à surface mamelonnée.

Fig. 4. — Calcosphérite de grande dimension (50 μ); mise au point sur le centre qui se présente comme un point brillant; on distingue en outre une zone périphérique (*z p.*) et une zone centrale (*z c.*).

Fig. 5. — Autre forme de gros calcosphérite.

Fig. 6. — Calcosphérite de grande dimension; mise au point sur la face supérieure; les deux centres se présentent comme deux points sombres.

Fig. 7. — Calcosphérite; mise au point sur le centre, *p*.

Fig. 8 et 9. — Calcosphérites agglomérés; *p*, centre.

Fig. 10. — Calcosphérite en sablier; mise au point sur le centre, *p*.

Fig. 11. — Calcosphérite en sablier; mise au point sur la face supérieure.

Fig. 12. — Calcosphérite en sablier avec pédicule intermédiaire.

Fig. 13 et 14. — Autres formes de calcosphérites.

Fig. 15. — Calcosphérites de dimensions et formes diverses, observés dans la lumière polarisée.

Fig. 16. — Coupe décalcifiée du nodule central de la tumeur du maxillaire. (Sublimé; alcool, acide nitrique; collodion; carmin aluné; baume). *t*, tissu osseux avec ostéoplastes (*o*) et vaisseaux (*v*); *m*, coagulum; *c*, calcosphérites libres; c_2, c_3, c_4, c_5 calcosphérites en rapport plus ou moins intime avec les masses osseuses.

1. Versuche über die Atrophie des verlagerten Hoden. *Beitr. zur path. Anatomie*, Bd XV, 1894.

NOTE SUR L'EXISTENCE

DE

CALCOSPHÉRITES DANS LE CORPS GRAISSEUX

DE LARVES DE DIPTÈRES

Par L.-F. HENNEGUY

En examinant les larves d'une petite Mouche, *Phytomyza chrysanthemi* Kowarz, qui vivait dans le parenchyme des feuilles de Cinéraires hybrides, j'ai trouvé, dans le corps graisseux de la plupart d'entre elles, de gros corps réfringents, brillants, ayant l'apparence de grains d'amidon.

Ces corps, en nombre variable, de quelques-uns seulement à une soixantaine environ, ont généralement une forme ovoïde, sphérique ou réniforme; souvent ils présentent un léger rétrécissement selon leur plus petit axe, ce qui leur donne une forme en bissac; quelques-uns sont trilobés. Ils sont formés de couches concentriques nombreuses, disposées autour d'un hile central, mais souvent excentrique. Ce hile est constitué par une ou plusieurs granulations réfringentes, entourées d'une substance finement granuleuse. Dans les formes en bissac, le hile est allongé, légèrement étranglé lui-même et renferme alors deux amas de granulations. Dans aucun cas je n'ai pu voir de striation radiale rayonnant autour du hile.

Traités par les acides dilués, les corps réfringents se dissolvent avec dégagement de bulles gazeuses, et il ne reste plus à leur place qu'une vésicule claire, transparente, dans laquelle

on voit encore quelques filaments disposés en couches concentriques, et limitée par une membrane mince, homogène.

Lorsqu'on les traite rapidement par le liquide de Ripart et Petit et qu'on les conserve dans la glycérine, il se produit une dislocation partielle des couches concentriques réfringentes, dont certains groupes se séparent du reste par des espaces clairs, remplis le liquide. Enfin ces corps sont insolubles dans la potasse, même à chaud ; ils se colorent légèrement par le carmin, noircissent à peine sous l'influence de l'acide osmique, et, examinés dans la lumière polarisée, ils présentent une croix noire très nette. Ils ont donc tous les caractères des éléments calcaires à trame organique, désignés par **Harting** [1] sous le nom de *calcosphérites*.

Chez les larves de *Phytomyza*, chaque calcosphérite est contenu dans une cellule hypertrophiée du corps graisseux. Les cellules normales mesurant environ 90 μ de diamètre, celles qui renferment un calcosphérite sont de deux à quatre fois plus volumineuses ; le grand axe des calcosphérites mesure, en effet, de 210 à 125 μ, le plus petit axe de 120 à 110 μ.

Dans les cellules à calcosphérites toute la graisse a disparu et il ne reste plus à la périphérie qu'une mince couche de protoplasma avec un petit noyau ratatiné ; souvent même la membrane de la cellule persiste seule et il n'y a plus trace de protoplasma dans la cellule, dont tout l'intérieur est rempli par le corps réfringent.

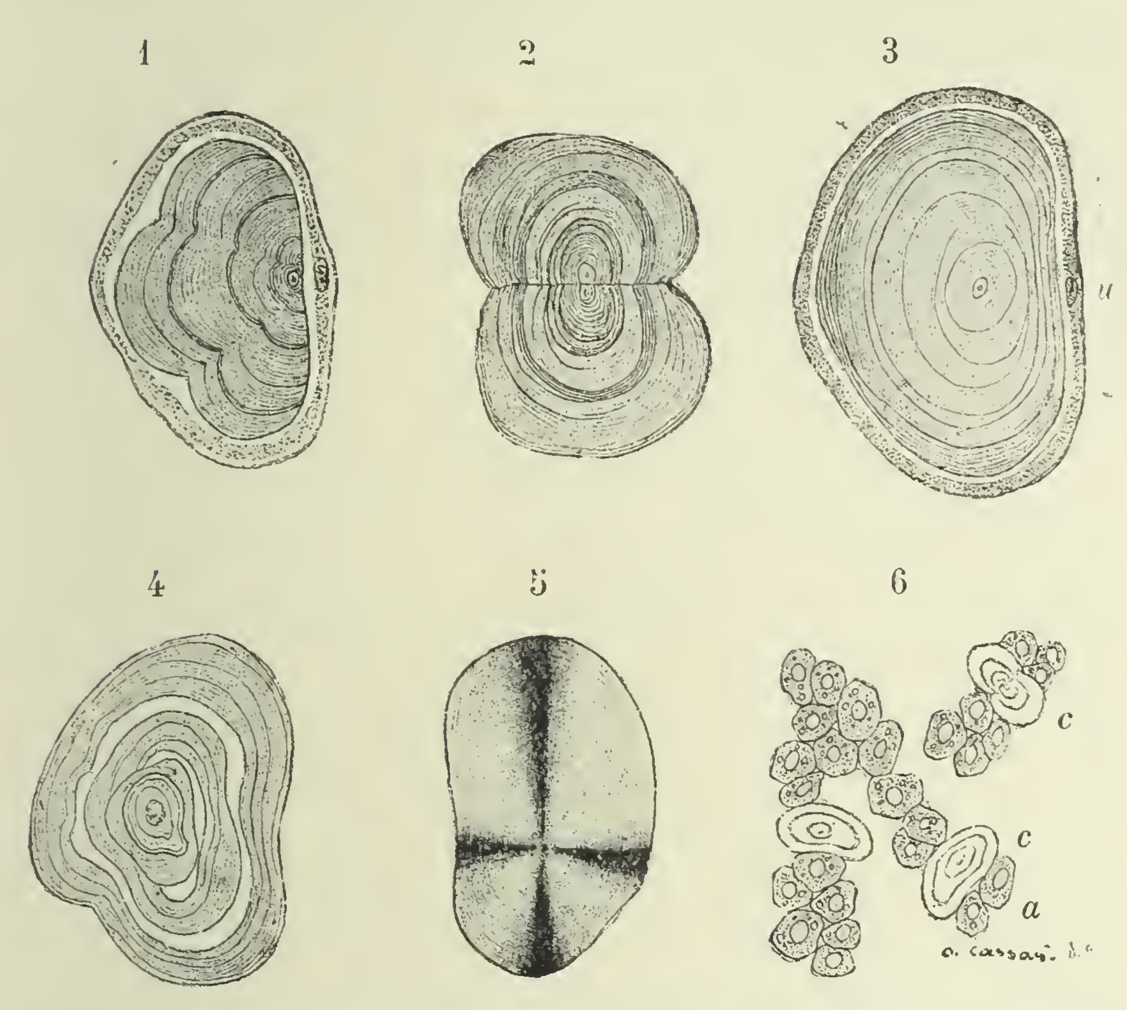
Chez les pupes, les calcosphérites persistent et prennent en général un plus grand volume que chez les larves ; ils sont presque tous libres dans la cavité du corps par suite de la destruction des cellules du corps graisseux par histolyse.

Ayant conservé des pupes de *Phytomyza* dans des fragments de feuilles de Cinéraire, j'ai obtenu, au bout d'une quinzaine de jours, quelques Insectes adultes chez lesquels je n'ai pas trouvé trace de calcosphérites. Il est probable que ces formations disparaissent par résorption vers la fin de la nymphose ; je ne puis

1. Voir pour l'historique des Calcosphérites, le mémoire de **A. Pettit** : Sur le rôle des calcosphérites dans la calcification à l'état pathologique. *Archives d'anatomie microscopique*, I, p. 107, 1897.

cependant l'affirmer : toutes les larves ne renfermant pas de calcosphérites, les Insectes parfaits que j'ai examinés provenaient peut-être de larves normales.

On connaît depuis longtemps, dans les cellules du corps graisseux des produits figurés de l'activité cellulaire, tels que des concrétions de sels uriques, les corps bactéroïdes de Blochmann, etc., mais l'existence de calcosphérites n'a pas



Calcosphérites du corps graisseux de la larve de *Phytomyza chrysanthemi*. — 1. Calcosphérite examiné à l'état frais, contenu dans une cellule dont le protoplasma est réduit à une mince couche périphérique contenant le noyau *n*. — 2. Calcosphérite en forme de bissac. — 3. Calcosphérite trilobé, vu de trois quart; les lignes concentriques entourent le hile, dans la partie cachée. — 4. Calcosphérite traité par le liquide de Ripart et Petit. — 5. Calcosphérite examiné dans la lumière polarisée. — 6. Fragments du corps adipeux montrant des cellules normales *a*, et des cellules renfermant des calcosphérites *c*.

encore été, que je sache, signalée chez les Insectes. Ces corps ont été déjà vus, cependant, par M. le professeur **Giard**, qui a bien voulu me communiquer une observation inédite, faite par lui, en octobre 1895, et qui est identique à celle que je viens de rapporter.

M. **Giard** a trouvé dans le corps graisseux de larves de *Phytomyza lateralis* Fall., vivant dans les capitules de *Matricaria inodora*, des corps réfringents, solubles dans l'acide nitrique, et

ayant même forme, même volume, même structure, que ceux des larves de *Ph. chrysanthemi*.

Il est probable que l'existence de semblables calcosphérites chez les Insectes n'est pas très répandue, sans quoi elle aurait attiré depuis longtemps l'attention des observateurs. Dans quelles conditions spéciales ces corps prennent-ils naissance dans les larves de *Phytomyza*? C'est ce qui est impossible de dire pour le moment. Je me bornerai à faire remarquer que l'observation de M. Giard et la mienne ont été faites toutes les deux à la même époque de l'année, en automne, et qu'il y aurait peut-être à chercher la cause de la formation de ces calcosphérites dans les conditions particulières de nutrition où se trouvent les larves sous une influence saisonnière.

RECHERCHES

SUR

LE DIVERTICULUM PHARYNGIEN DE SEESSEL

Par G. SAINT-REMY,

Docteur ès sciences et en médecine,
Chef de travaux à la Faculté des sciences de Nancy.

Planche VIII.

On sait que l'on désigne, chez les Vertébrés supérieurs, sous le nom de poche pharyngienne de Seessel, un diverticulum impair et médian de la paroi dorsale du pharynx situé immédiatement en arrière de la membrane pharyngienne. Les embryologistes ont émis les opinions les plus variées sur son rôle et sa signification. **Seessel** pensait qu'elle représentait peut-être la première ébauche de la tonsille pharyngienne, mais sans pouvoir en donner de preuve; d'autres, avec **His**, ont voulu y voir l'extrémité de la corde dorsale qui ne se serait pas développée, mais on sait maintenant qu'à son extrémité antérieure la corde se termine au niveau de l'insertion de la membrane pharyngienne et qu'elle ne contracte aucune relation avec le diverticulum en question. Certains auteurs enfin, comme **Selenka**, refusent à cette formation toute valeur morphologique et la regardent comme développée mécaniquement par suite de la

Janvier 1897.

flexion céphalique; mais ce qu'on peut observer facilement sur sa structure rend cette hypothèse peu vraisemblable, car la paroi de cette invagination est constituée par un épithélium épaissi, différent de l'épithélium intestinal voisin.

Des recherches récentes de **von Kupffer** [1] sur le développement de l'hypophyse l'ont conduit à une interprétation nouvelle. On n'admettait jusqu'ici dans le développement de l'hypophyse que deux sortes d'ébauches, les unes buccales, les autres cérébrales, toutes par conséquent d'origine ectodermique. **Von Kupffer** a décrit chez les Cyclostomes et les Amphibiens une troisième ébauche, celle-ci endodermique, naissant en arrière de la membrane pharyngienne, aux dépens de la paroi intestinale. Il a été conduit tout naturellement à considérer la poche de Seessel comme représentant chez les Amniotes cette ébauche endodermique des Vertébrés inférieurs, et il a cherché à voir ce qu'elle devenait chez les Mammifères, en étudiant des embryons de Brebis. D'après lui, dès les plus jeunes stades, la poche de Seessel développe un épaississement épithélial qui s'accroît fortement, se sépare de l'invagination et entre en relation avec l'extrémité de la corde dorsale. A des stades plus avancés, chez des embryons de 11 millimètres, « l'épaississement endodermique issu de la poche de Seessel a déjà considérablement régressé et se montre comme un appendice étranglé de la corde, qui est bifurquée à son extrémité antérieure ». Ces observations sur la Brebis ne nous paraissent pas absolument exactes. Nous avons étudié récemment, après d'autres, le développement de l'extrémité antérieure de la corde [2], et nous ne pouvons admettre que cet organe reçoive un appoint de l'épithélium de la poche de Seessel. Le renflement lobé qui termine la corde dorsale chez le jeune embryon de Brebis est dû exclusivement au bourgeonnement du tissu cordal lui-même. Il est possible que **von Kupffer** ait été induit en erreur par l'observation d'une de ces adhérences de la corde avec l'épithélium intestinal, qui persistent quelque temps aux stades jeunes,

1. C. von Kupffer, Die Deutung des Hirnanhanges. *Sitzungsber. der Gesellschaft für Morphologie u. Physiologie in München*, 1894.
2. G. Saint-Remy, Recherches sur l'extrémité antérieure de la corde dorsale chez les Amniotes. *Archives de biologie*, XIV, 1895.

mais alors que la poche pharyngienne est à peine indiquée; nous avons figuré une pareille adhérence chez un embryon de 8 millimètres [1]. D'ailleurs le début de l'hypertrophie de l'extrémité de la corde est antérieur à un épaississement notable de l'épithélium de Seessel. Si l'on suit, sur une série d'embryons de Brebis, l'évolution de la poche pharyngienne, on constate que ce diverticulum bien marqué, mais peu profond, présente bientôt un épithélium assez épais, surtout au fond, où il forme très souvent un petit bouton conique. Ce petit bourgeon s'observe avec un développement très variable sur les embryons de plus de 1 centimètre. Il ne tarde pas à régresser, paraissant se fondre dans le tissu conjonctif voisin, et, chez les embryons de $2^{cm},5$, il a complètement disparu, ainsi que toute trace du diverticulum. Nous avons vu une seule fois, sur un embryon de $1^{cm},5$, l'extrémité de cul-de-sac presque en contact avec la corde, mais sans qu'il y ait de raisons de croire qu'il avait fourni des éléments à celle-ci ; le bourgeon terminal de la corde est d'ailleurs complètement développé à cette époque.

Nous avons encore examiné des embryons de deux autres Mammifères, le Lapin et le Surmulot, sans trouver de relation entre la poche de Seessel et la corde. Chez des embryons de Surmulot de 7 millimètres, où la poche hypophysaire est bien développée, l'invagination de Seessel est peu profonde, représente une ondulation de l'épithélium qui en ce point est un peu plus épais. Chez le Lapin, l'épaississement de l'épithélium est plus accentué et plus intéressant, car il se développe deux ou trois petites pointes saillantes qui semblent le résultat d'une sorte de bourgeonnement bientôt arrêté (fig. 5).

Tous ces faits sont favorables à l'hypothèse de **von Kupffer** et paraissent indiquer que la poche du Seessel a pu être autrefois le siège d'un bourgeonnement épithélial plus considérable dont elle n'offre plus aujourd'hui que de faibles traces chez les Mammifères. Il était intéressant de rechercher ce qui se passe à ce point de vue chez les Oiseaux, où cette invagination acquiert une

1. *Loco cit.*, Pl. I, fig. 3.

certaine profondeur, et c'est ce que nous avons fait sur des embryons de Poulet et de Canard. Les résultats concordent pour ces deux types : les descriptions qui suivent se rapportent au Poulet, mais s'appliquent aussi bien au Canard. Les embryons étaient fixés par le liquide de Flemming et les coupes colorées par la méthode du même auteur ; les sections les plus favorables sont les sections longitudinales et transversales.

Il n'y a pas lieu d'insister sur l'apparition de la poche de Seessel : elle se confond au début avec le fond même du cul-de-sac pharyngien, jusqu'au moment où la destruction de la membrane pharyngienne lui assure son individualité. Le seul caractère de ce diverticulum est l'épaisseur relativement considérable de son épithélium. Les figures de ce stade sont bien connues et nous l'avons nous-même représenté [1]. Peu après, vers la soixante-dixième heure de l'incubation [2], il se produit un fait très intéressant : il s'établit une communication directe entre la base de la poche hypophysaire ectodermique de Rathke et celle de la poche endodermique de Seessel, au moyen d'un petit canal creusé non seulement dans l'épithélium, mais aussi dans toute l'épaisseur du voile du palais primitif. Ce canal très net n'a pu échapper jusqu'ici à l'observation qu'en raison de ses faibles dimensions et de son peu de durée : sur des sections d'environ 1/300 de millimètre on ne peut le trouver complètement ouvert sur plus de deux coupes successives. La figure 4 le montre sur une section sagittale d'un embryon de Poulet de soixante et onze heures. La poche de Rathke (*R*) bien développée ; la poche pharyngienne, peu profonde (*S*), présente un épithélium épais ; elles communiquent directement entre elles par le canal (*c.c*) et on pouvait voir, sur les coupes précédentes ou suivantes, que nous n'avons pas pu figurer faute de place, que le petit cylindre épithélio-conjonctif qui le limite en bas se rattache à la paroi crânienne, formant en quelque sorte une anse transversale. La structure complexe et la régularité des contours

1. *Loco cit.*, pl. I, fig. 10, 11.
2. Il ne faut pas oublier que les œufs incubés artificiellement ne se développent pas avec une régularité absolue, et que les stades ne concordent pas toujours entre eux, pour un temps donné.

de cette anse s'opposent absolument à ce qu'on puisse la considérer simplement comme un débris de la membrane pharyngienne. La corde dorsale, légèrement onduleuse dans cette région, est sectionnée irrégulièrement. La figure 1, représentant une coupe transversale d'un embryon du même âge, nous montre également ce canal. Pour la comprendre, il faut se rappeler que la flexion céphalique ayant fortement recourbé la tête sur le corps, une section transversale présente le cerveau intermédiaire dans sa partie inférieure, au-dessous de la poche de Rathke (*R*). Celle-ci se montre, comme on sait, fortement aplatie d'avant en arrière, la poche de Seessel étant au contraire comprimée latéralement (*S*).

Ce petit canal de communication disparaît peu après sa formation, et sur des embryons de soixante-seize à quatre-vingt heures on n'en trouve plus trace. Il semble que ses parois se soient rejointes en l'obturant. En même temps le diverticulum de Seessel s'enfonce un peu dans le tissu conjonctif, tout en restant largement ouvert dans le sens antéro-postérieur, et son épithélium s'épaissit beaucoup (embryons du 5e jour).

Le stade le plus intéressant est celui des embryons de six jours. Les figures 2 et 3 représentent deux coupes peu éloignées l'une de l'autre d'une même série. A ce moment l'ébauche épithéliale de l'hypophyse (*b. R.*) est déjà bien constituée contre l'infundibulum (*i.*), au-dessus de la branche d'union des carotides internes (*a. c.*), sous forme d'un amas de tubes glandulaires enchevêtrés, presque tous pleins, relié à l'épithélium buccal par un tube à faible lumière, le canal hypophysaire (*c. R.*), qui représente la poche de Rathke primitive. Immédiatement en arrière de l'insertion du canal hypophysaire sur l'épithélium, on trouve, à la place du diverticulum de Seessel, presque complètement effacé, une masse épithéliale volumineuse (*b. S.*) qui correspond à ses parois rapprochées ; cette masse émet, en avant et en haut, deux gros bourgeons. L'antérieur se développe peu, mais acquiert cependant une faible lumière; le postérieur, au contraire, de beaucoup le plus gros, se contourne et montre une cavité très nette : il vient buter contre l'artère *a. c.* (fig. 3). Mais cette formation d'aspect glandulaire

ne persiste pas et entre aussitôt en régression, si bien que déjà sur les embryons de huit jours elle a complètement disparu.

De ces recherches résultent deux faits saillants. Et d'abord la poche de Seessel n'est pas un cul-de-sac sans importance d'origine mécanique. C'est au contraire le rudiment d'un organe glandulaire, et nos observations viennent à l'appui de l'hypothèse de **von Kupffer** qui considère ce diverticulum pharyngien comme le représentant chez les Vertébrés supérieurs de l'ébauche endodermique de l'hypophyse, découverte par lui chez les Anallantoïdiens. Le second fait, qui présente un certain intérêt théorique, c'est l'existence momentanée d'un canal de communication particulier entre les cavités buccale et pharyngienne, à travers le voile du palais primitif. Ce canal doit-il être homologué au canal naso-pharyngien des Cyclostomes? C'est là une question bien délicate à trancher. Sa situation près de l'orifice externe de la poche de Rathke, qu'on peut considérer comme le reste même du paléostome (**von Kupffer**), n'est pas une grosse difficulté, car on peut admettre aussi bien que le fond de cette poche représente seulement, chez les Vertébrés supérieurs, une glande annexe du paléostome, comme le fait **von Kupffer** pour les diverticulums latéraux décrits par **Gaupp** [1] dans l'hypophyse embryonnaire des Sauriens. Une difficulté plus sérieuse vient de l'apparition tardive de cette communication qui se fait après la destruction de la membrane pharyngienne : si elle représente la bouche primitive, le paléostome, elle devrait, semble-t-il, apparaître avant la formation de la bouche secondaire, du néostome, qui se forme par la perforation de la membrane pharyngienne.

On peut se demander pourquoi, après un accroissement relativement important, le bourgeon épithélial de la poche de Seessel ne s'unit pas au bourgeon de Rathke. Il semble que l'arrêt de son évolution soit dû au développement considérable de la branche de réunion des carotides internes. Ce vaisseau

1. E. Gaupp, Anlage der Hypophysis bei Sauriern. *Archiv für mikroskop. Anatomie*, Bd 42.

devient très gros, s'intercale entre les deux bourgeons et s'oppose à leur réunion. Malheureusement, cette explication très vraisemblable ne peut être étendue aux Mammifères : là rien ne nous explique pourquoi l'épithélium de la poche pharyngienne cesse bientôt de bourgeonner.

Explication de la planche VIII.

a. b., artère basilaire;
a. c., branche de communication entre les carotides internes;
a. o., troncs aortiques;
b. R., bourgeon hypophysaire;
b. S., bourgeon de la poche pharyngienne de Seessel;
c. a., cerveau antérieur;
c. c., canal de communication entre la poche de Seessel et la poche de Rathke;
c. d., corde dorsale;
c. R., canal hypophysaire;
i., infundibulum;
m., ébauche de la mâchoire inférieure;
n., paroi nerveuse;
p. m., pilier moyen du crâne;
R., poche hypophysaire de Rathke;
S., poche pharyngienne de Seessel;
t., épithélium du tube digestif;
V^3., troisième ventricule;
V^4., quatrième ventricule;
v. p., voile du palais primitif.

FIG. 1. — Coupe transversale de la tête d'un embryon de Poulet de soixante-dix heures, montrant le petit canal de communication entre la poche de Seessel et la poche de Rathke. — Gross., 80/1.

FIG. 2. — Coupe longitudinale de la tête d'un embryon de Poulet de six jours. — Gross., 80/1.

FIG. 3. — Coupe appartenant à la même série que la précédente. — Gross., 80/1.

FIG. 4. — Coupe sagittale de la tête d'un embryon de Poulet de soixante

et onze heures, montrant le petit canal de communication entre la poche de Seessel et la poche de Rathke, à travers le voile du palais primitif. — Gross., 80/1.

Fig. 5. — Coupe sagittale de la tête d'un embryon de Lapin de onze jours, montrant le bourgeonnement de l'épithélium de la poche de Seessel. — Gross., 80/1.

Le gérant : **P. Bouchez.**

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

MORPHOLOGIE

ET

DÉVELOPPEMENT DU SYSTÈME LYMPHATIQUE

Par L. RANVIER [1].

Planche IX.

I

Structure des ganglions mésentériques du porc.

Chez le Porc adulte, on trouve à la base du mésentère un grand nombre de ganglions lymphatiques. Je ne les ai pas comptés, mais à coup sûr il y en a plus de cent. Ils forment comme un chapelet et reposent sur un organe rubané qui occupe aussi la base du mésentère et dont l'aspect est spongieux. Cet organe pendant la vie est rempli de sang. Il est formé de tissu érectile ou caverneux. Au-dessous de lui les artères mésentériques forment de nombreuses anses d'inosculations. Au delà elles parcourent le mésentère en droite ligne jusqu'à l'intestin sans s'anastomoser de nouveau. Ce sont là des particularités anatomiques très curieuses et que je note seulement en passant; cependant qu'il me soit encore permis de faire remarquer que le développement prodigieux des appareils vasculaires sanguin et lymphatique et surtout la présence de l'organe érectile rubané dont je viens de parler, doivent jouer

1. Les quatre notes que je publie aujourd'hui dans ce journal ont été communiquées à l'Académie des sciences en 1895 et 1896. J'y ajoute les dessins qui sont nécessaires pour bien saisir le texte.

Mai 1897.

un rôle important dans l'absorption intestinale si active chez le Porc.

Les ganglions lymphatiques du mésentère sont à peu près sphériques à moins qu'ils ne soient réunis et plus ou moins fondus ensemble, comme il arrive pour quelques-uns. Leur structure diffère par des caractères importants de celle des ganglions lymphatiques en général, décrite dans tous les ouvrages d'anatomie et d'histologie. Il n'y a, en effet, dans ces ganglions ni sinus, ni cordons folliculaires, mais seulement des follicules sphériques ayant de un quart à un demi-millimètre de diamètre, disséminés au hasard, dans toutes les parties du ganglion, aussi bien à son centre qu'à sa périphérie. Cela s'observe très clairement sur des coupes faites après l'action successive de l'alcool au tiers, la gomme et l'alcool, puis traitées par le pinceau. Les follicules sont entourés d'une pseudocapsule qui les limite, sans cependant les isoler du tissu intermédiaire, ainsi qu'on va le voir. Du reste, ce tissu intermédiaire, les pseudocapsules et les follicules eux-mêmes ont la même structure. Les follicules sont seulement caractérisés par la présence du réseau capillaire que l'on trouve dans tous les follicules lymphatiques quels qu'ils soient.

J'ai dit que la capsule des follicules est une pseudocapsule. En effet, si l'on injecte de bleu de Prusse, par piqûre, un ganglion mésentérique, on voit le liquide coloré se répandre régulièrement dans toutes les parties du ganglion : follicules, pseudocapsules et tissu intermédiaire. On constate qu'il en est réellement ainsi en examinant des coupes des ganglions injectés, faites suivant les procédés classiques.

En réalité, le ganglion tout entier est formé de tissu conjonctif réticulé, et la lymphe peut circuler dans toutes les mailles de ce tissu, aussi bien celles des follicules, des pseudocapsules, que celles des régions interfolliculaires. Quant au tissu réticulé, on sait depuis longtemps qu'il est formé de travées conjonctives tapissées de cellules endothéliales, comme le grand épiploon.

Pour aller plus loin dans la connaissance de la signification morphologique du tissu conjonctif réticulé, il faut étudier le développement des vaisseaux et des ganglions lymphatiques.

C'est ce que j'ai déjà fait pour les vaisseaux lymphatiques. Dès maintenant je puis dire qu'un ganglion lymphatique doit être considéré simplement comme une poche, une sorte de vessie, dans laquelle circule la lymphe au sortir des afférents pour arriver aux efférents.

II

Des lymphatiques de la villosité intestinale chez le Rat et le Lapin.

Dans une note antérieure, j'ai déjà fait connaître la forme et la disposition des vaisseaux lymphatiques de la villosité intestinale du Rat (*Mus decumanus*). Je la rappellerai en quelques mots. La villosité intestinale de cet animal n'est point cylindrique comme celle de la plupart des autres Mammifères. Elle est mince, foliacée et semilunaire. Elle n'a pas de chylifère central. Il y entre trois, quatre, cinq, voire même un nombre plus considérable de vaisseaux lymphatiques qui se terminent chacun par un cul-de-sac.

Souvent ces lymphatiques s'anastomosent entre eux par des branches transversales ou plus ou moins obliques.

Chez le Lapin, la villosité intestinale est cylindrique. Son centre est occupé par un gros chylifère en forme d'ampoule. Je n'ai jamais observé chez d'autres animaux un si gros chylifère central. Ce chylifère s'éloigne par des caractères importants du schéma classique. Il provient sans doute de la confluence de plusieurs vaisseaux lymphatiques; c'est du moins ce que l'on peut conclure des formes que je vais décrire brièvement.

Parmi ces formes, celle qui a d'abord attiré mon attention est celle que j'ai désignée sous le nom d'anneau de clé dans mon Traité technique, à propos des lymphatiques des papilles de la peau de l'Homme. Il semble que deux lymphatiques d'abord fondus en un seul se séparent ensuite pour se fondre de nouveau, ou plutôt pour s'anastomoser par inosculation; ou bien qu'un lymphatique en forme d'anse se soit soudé à lui-même au niveau de la base de l'anse.

Il y a, en effet, dans la villosité intestinale du Lapin des chy-

lifères en forme d'anse. Quelle que soit sa forme (ampoule, anse, anneau de clé), le chylifère central est toujours en communication avec le réseau lymphatique de la muqueuse par plusieurs vaisseaux. Le nombre de ces vaisseaux est en général supérieur à deux. On en observe souvent quatre, cinq et même six. Si l'on généralise les observations que j'ai faites antérieurement sur le développement des vaisseaux et des capillaires lymphatiques, on est conduit à penser que le chylifère surtout résulte de la confluence de tous les vaisseaux qui le mettent en communication avec le réseau lymphatique de la muqueuse intestinale. Cette manière de voir est encore confirmée par la comparaison des lymphatiques de la villosité intestinale chez le Lapin et chez le Rat. On conçoit en effet que si la villosité foliacée de ce dernier animal était revenue sur elle-même pour affecter la forme cylindrique, les lymphatiques qu'elle contient, ramenés les uns auprès des autres, arriveraient à se toucher et à se fusionner. A ce propos, je dois signaler maintenant une disposition que j'ai laissée de côté avec intention dans la description que j'ai faite tout d'abord, afin de la simplifier.

Les différents chylifères qui occupent la villosité du Rat se rendent tous dans un réservoir, une sorte d'ampoule, qui occupe la base de la villosité. Cette ampoule fait partie du réseau lymphatique de la muqueuse.

Quelle que soit leur disposition, les lymphatiques de la villosité intestinale sont toujours situés dans un plan plus profond que les capillaires sanguins. Ils en sont toujours séparés par l'appareil musculaire de la villosité. Cet appareil est une dépendance de la musculeuse de la muqueuse C'est là un fait qui me paraît très important au double point de vue de la morphologie et de la physiologie. Au point de vue de la morphologie : supposons, ce qui est très vraisemblable, que les chylifères de la villosité soient des culs-de-sac émanés du réseau lymphatique de la muqueuse intestinale, se développant peu à peu par extension. On conçoit qu'ils puissent refouler devant eux les éléments musculaires de la musculeuse de la muqueuse. Un fait d'observation directe vient confirmer cette hypothèse : *la musculeuse de la muqueuse fait défaut à la base de la villosité intestinale.*

Le point de vue physiologique n'est pas moins important. Que se produira-t-il du côté des chylifères au moment de la contraction des éléments musculaires de la musculeuse de la muqueuse? On peut aisément le concevoir. Les chylifères de la villosité, soumis à une compression énergique, expulseront le liquide qu'ils contenaient, et ce liquide trouvera une issue d'autant plus facile dans le réseau lymphatique de l'intestin que la base de la villosité, étant dépourvue d'éléments contractiles, ne lui offrira aucune résistance.

Le rôle des fibres musculaires comprises dans les villosités et les différentes tuniques intestinales a une grande importance, car tous les lymphatiques de l'intestin, y compris ceux qui occupent les villosités, sont des capillaires lymphatiques, c'est-à-dire qu'ils sont de simples tubes endothéliaux. Les cellules qui les forment sont denticulées. Tout au contraire, les chylifères qui se dégagent de l'intestin et sillonnent le mésentère sont de petits troncs lymphatiques ; ils sont tapissés de cellules plates, fusiformes, semblables à celles de l'endothélium des veines ; ils possèdent une tunique musculaire et sont munis de valvules. Ils ont donc tout ce qu'il faut pour assurer la circulation de la lymphe.

Tous les faits exposés ci-dessus sont faciles à observer dans de bonnes préparations. Mais, pour faire ces préparations, il faut être exercé à la pratique des injections. Injecter, par exemple, les lymphatiques de l'intestin grêle du Rat est une opération délicate. Je crois être le seul à y avoir réussi. De ces faits je veux surtout retenir ceux qui sont relatifs à la confluence et à l'abouchement des vaisseaux lymphatiques, parce qu'à mon avis ils constituent des données fondamentales pour comprendre le développement des ganglions lymphatiques, développement dont je m'occuperai dans une prochaine communication.

III

La théorie de la confluence des lymphatiques et la morphologie du système lymphatique de la Grenouille.

Le système lymphatique de la Grenouille (*Rana esculenta* et

temporaria) présente une disposition qui a exercé la sagacité d'un très grand nombre d'anatomistes, depuis **Panizza** et **Rusconi** jusqu'à nos jours. Il présente une telle ampleur que **Vulpian** a pu dire avec une apparence de raison que la Grenouille est une éponge lymphatique. Tous savent que, sous la peau de cet animal, il existe de vastes poches auxquelles on a donné le nom de sacs lymphatiques ; ces sacs sont séparés les uns des autres par de minces cloisons ; mais ces cloisons sont perforées. Il en résulte qu'un liquide introduit sous pression dans un quelconque des sacs pénètre dans les sacs voisins, et successivement dans tous les sacs lymphatiques de l'animal, aussi bien dans ceux qui sont situés profondément dans la cavité pleuro-péritonéale, tels que la grande citerne rétro-péritonéale et le sac péri-œsophagien, que dans ceux qui sont sous la peau. Finalement le liquide arrive dans les cœurs lymphatiques, les traverse, pénètre dans les veines, les suit jusque dans l'oreillette droite du cœur sanguin, puis est projeté dans le ventricule et de là dans tout le système artériel. Cette expérience si simple, si facile à réaliser, cette expérience de cours, montre clairement pourquoi une substance toxique introduite dans un sac sous-cutané de la Grenouille détermine si rapidement les effets de l'intoxication.

En présence de ce fait si extraordinaire, on conçoit que **Vulpian**, qui était surtout un physiologiste, se soit laissé entraîner à y voir un phénomène d'imbibition analogue à celui que présente une éponge ; mais il s'agit là en réalité de quelque chose de bien plus compliqué et d'un mécanisme autrement rapide, dans lequel entrent en jeu deux sortes d'organes contractiles : les cœurs lymphatiques et le cœur sanguin.

On a cru pendant longtemps que les sacs lymphatiques sous-cutanés constituaient à eux seuls tout l'appareil lymphatique de la peau de la Grenouille, et ce qui confirmait dans cette idée c'était surtout un travail que fit le prince **Jean Tarchanoff** dans mon laboratoire. Cet habile physiologiste, ayant injecté de bleu de Prusse les sacs sous-cutanés du membre abdominal de la Grenouille, vit la matière colorante se répandre dans la membrane interdigitale et y dessiner un admirable réseau. Ce réseau

fut pris pour un réseau lymphatique cutané. C'était là une erreur que j'ai adoptée pendant longtemps et que j'ai conservée jusqu'au moment où je suis arrivé à injecter les véritable lymphatiques de la peau. J'ai rendu compte de mes recherches à ce sujet dans une communication antérieure [1]. Que sont donc les lymphatiques injectés par **Tarchanoff** dans la membrane interdigitale?

Il m'est facile de le dire aujourd'hui. Ce sont des lymphatiques sous-cutanés, tout comme les sacs lymphatiques eux-mêmes. Ils nous fournissent l'image de ce que ces sacs ont été à une phase de leur développement. Cette conception morphologique qui, ce me semble, n'est pas sans intérêt, mérite d'être développée. Dans une série de communications antérieures, et surtout dans la dernière [2], je crois avoir montré que des lymphatiques mis en contact peuvent s'ouvrir les uns dans les autres et même former par confluence des canaux ou des ampoules de grandes dimensions. Supposons que chez la Grenouille cette propriété, ou plutôt cette force, soit considérable, ou bien qu'elle ne rencontre qu'une faible résistance; on concevra sans peine la formation de ces vastes cavités auxquelles on a donné le nom de sacs lymphatiques. Il y a eu d'abord sous la peau des lymphatiques canaliculés. Ceux-ci ont émis des bourgeons, se sont étendus, ils se sont ouverts les uns dans les autres, et il s'est formé ainsi un réseau lymphatique semblable à celui que l'on observe encore dans les membranes interdigitales, puis l'accroissement, l'expansion et la confluence se poursuivant, tout a été envahi, et le processus ne s'est arrêté que là où il a rencontré une résistance insurmontable. Cette résistance, nous en observons les organes dans la couche cornéenne de la peau, dans l'aponévrose qui recouvre et protège les masses musculaires sous-jacentes, dans les cloisons qui séparent les sacs, enfin dans les filaments vasculaires et nerveux qui, dans les sacs dorsaux, paraissent entièrement libres ou dénudés, mais qui sont revêtus de l'endothélium lymphatique, ainsi qu'on peut s'en assurer par l'imprégnation d'argent.

1. *Comptes rendus*, 1895, t. CXX, p. 132.
2. *Comptes rendus*, 30 novembre 1896.

Les filaments vasculo-nerveux dont je viens de parler ne sont pas les seuls organes qui marquent la limite de la confluence lymphatique; il y en a d'autres exemples non moins saisissants et dont l'importance semble d'autant plus grande que la disposition que j'ai en vue maintenant conduit à la conception morphologique du tissu des ganglions lymphatiques; mais je m'en occuperai dans une autre communication. Je veux cependant dès aujourd'hui poser les jalons qui doivent tracer la route. Je dirai même par avance que c'est le but que je poursuis en faisant la communication présente.

La grande citerne rétro-péritonéale, les gaines péri-vasculaires qui en partent pour envelopper les vaisseaux sanguins qui, sillonnant le mésentère, se rendent à l'intestin, et le sinus qu'ils forment au niveau de l'insertion intestinale, tout cela a été fort bien décrit et figuré par **Rusconi**. Le sinus reçoit les lymphatiques de l'intestin. Comment sont constitués ces lymphatiques? Sont-ils comparables à ceux que l'on observe chez les Mammifères? Ont-ils quelque chose d'analogue au chylifère central?

Notons d'abord que chez la Grenouille il n'y a pas de villosités intestinales. Celles-ci sont représentées par des plis, ou plutôt il n'y a rien dans l'intestin de la Grenouille qui corresponde aux villosités, car les plis dont je viens de parler paraissent bien être les analogues des valvules conniventes. Ces plis ont une disposition fort élégante.

J'engage ceux qui voudront les observer à faire la préparation que je vais dire. On remplit d'alcool ordinaire l'intestin d'une Grenouille; on le fend ensuite suivant sa longueur, on l'épingle sur une lame de liège la face interne en haut, puis on l'examine dans un bain d'alcool au tiers. On sera frappé de l'élégance de la disposition des plis intestinaux. Cette disposition varie suivant l'espèce (*R. esculenta* et *temporaria*); elle varie suivant la région, depuis le pylore jusqu'au gros intestin. Je ne veux pas la décrire maintenant; qu'il suffise de savoir que chaque pli est occupé par un lymphatique affectant la même orientation. Autant de plis, autant de lymphatiques. Cependant l'image des plis ne correspond

pas absolument à celle des lymphatiques, car ceux-ci vont d'un pli à l'autre sans discontinuité, c'est-à-dire qu'il y a dans l'intestin grêle de la Grenouille un lymphatique parallèle à la surface de la membrane, formant un méandre très compliqué et dont le plan est dessiné par l'ensemble des plis intestinaux.

Il est peu de préparations plus élégantes et plus instructives qu'une coupe transversale de l'intestin grêle de la Grenouille dont les lymphatiques sont injectés de bleu de Prusse et les vaisseaux sanguins de carmin. Chaque pli semble être une villosité intestinale de Mammifère, avec son chylifère central et ses capillaires marginaux. Mais comme on vient de le voir il y a là une disposition tout autre, au moins en ce qui touche au système lymphatique. Pourtant cette disposition peut être ramenée à une loi morphologique générale par la théorie de la confluence des lymphatiques. Si l'on imagine, en effet, que pendant le cours du développement il soit arrivé dans les plis intestinaux de la Grenouille un grand nombre de lymphatiques indépendants comme ceux qui forment le chylifère central des Mammifères, et que ces lymphatiques, après s'être ramifiés, se soient fondus les uns dans les autres, on comprendra, sans peine, l'édification de cette sorte de fleuve lymphatique qui parcourt l'intestin de haut en bas, en assurant son irrigation lymphatique par un nombre considérable de branches latérales, subdivisées et confluentes.

La confluence n'est cependant pas complète. En effet, en un nombre considérable de points du fleuve, de la rivière ou, si l'on veut, du lac lymphatique de l'intestin, on observe que le courant est barré par des travées minces ou plus ou moins épaisses. Ces travées qui paraissent formées de fibres conjonctives sont tapissées de cellules endothéliales lymphatiques, comme celles que l'on observe à la surface des filaments vasculo-nerveux des sacs lymphatiques dorsaux. Des travées analogues, mieux marquées encore, habituellement plus épaisses, s'observent dans le sinus lymphatique qui occupe le point d'attache de l'intestin au mésentère. Elles sont tendues comme des cordages entre la face interne du sinus lymphatique et la paroi externe des vaisseaux sanguins qui le traversent. Souvent *ces travées anastomo-*

sées les unes avec les autres forment un réticulum entièrement comparable à celui du tissu, dit adénoïde, des ganglions lymphatiques.

C'est du reste tout ce qui chez la Grenouille peut représenter les ganglions lymphatiques, car on n'y rencontre pas d'autres traces de ces organes qui commencent à paraître chez quelques Sauriens, s'observent chez les Oiseaux et sont si nombreux chez les Mammifères.

On n'observe pas non plus chez la Grenouille de vaisseaux correspondant aux troncs lymphatiques des Vertébrés supérieurs, à moins que l'on ne veuille considérer comme tels les quatre vaisseaux qui, émanés des cœurs lymphatiques, aboutissent au système veineux. Tout le reste, à coup sûr, appartient à ce que j'ai désigné sous le nom de capillaires lymphatiques. Ainsi ces vastes sacs sous-cutanés seraient des capillaires lymphatiques. C'est là une opinion, quelque paradoxale qu'elle paraisse, à laquelle conduit l'anatomie générale. Ces cavités, en effet, n'ont pas d'autre paroi que leur endothélium, et cet endothélium est formé de cellules polygonales qui, bien qu'elles soient moins fortement denticulées que celles des capillaires lymphatiques des Mammifères, n'en appartiennent pas moins au même type.

Il reste une question à traiter, une des questions les plus graves. Je l'ai réservée pour la fin. Cette question, les histologistes qui m'ont suivi l'ont sans doute pressentie, c'est celle de la communication des lymphatiques avec les cavités séreuses. **Schweigger-Seidel** et **Dogiel** ont observé dans la membrane rétro-péritonéale, cette membrane qui sépare la cavité pleuro-péritonéale de la grande citerne lymphatique rétro-péritonéale, des trous qui établissent une communication entre la cavité du péritoine et le système lymphatique. Il me semble que la théorie de la confluence vient jeter un jour nouveau sur cette question.

Qu'il me soit permis de faire remarquer tout d'abord qu'en embryologie on ne saurait conclure de l'affinité à une origine commune ou à l'étroite parenté. Les trompes utérines débouchent dans la cavité péritonéale, leur revêtement épithélial se poursuit jusqu'à la peau. Celui qui en conclurait que l'endo-

thélium péritonéal, l'épithélium génital et l'épiderme forment un seul système se couvrirait de ridicule.

On peut donc admettre que les lymphatiques ont de l'affinité pour les séreuses sans croire pour cela que les uns et les autres aient une origine commune et appartiennent au même système organique. Voilà pourquoi la découverte de **Schweigger-Seidel** et **Dogiel**, précédée de celle de **Ludwig** et **Schweigger-Seidel** sur la communication de la cavité péritonéale des Mammifères avec les lymphatiques du centre phrénique, quelque brillante qu'elle fût, a cependant exercé une influence fâcheuse.

IV

La théorie de la confluence des lymphatiques et le développement des ganglions lymphatiques.

Je commencerai par l'exposé de mes conclusions, afin que l'on puisse plus facilement me suivre. *Un ganglion lymphatique est un angiome caverneux lymphatique qui a été d'abord un angiome simple.* L'histologie normale et l'histologie pathologique sont liées d'une manière intime ; elles s'empruntent des notions précieuses. Ce n'est qu'une seule et même science. C'est pour cela que je peux dire qu'un ganglion lymphatique est un angiome caverneux. J'ai montré dans une communication antérieure [1] que les ganglions mésentériques du Porc ont une structure fort simple. Leur description peut être faite en peu de mots, car il n'y a lieu d'y faire intervenir ni les sinus, ni les cordons folliculaires. Ils sont formés d'une poche cloisonnée dans laquelle arrivent les lymphatiques afférents et de laquelle partent les efférents. Les cloisons, formées de simples filaments, ne sont autre chose que les parties persistantes de la paroi des lymphatiques à la fin du processus de *cavernisation*. Toutes ces cloisons, ainsi que la face interne de la capsule ganglionnaire, sont tapissées d'endothélium lymphatique. Ce dernier fait est connu depuis longtemps déjà. Je l'ai exposé, ainsi que les

1 *Comptes rendus*, 1895, t. CXXI, p. 800.

méthodes qui conduisent à le reconnaître, dans diverses publications[1]. Cependant quelques auteurs persistent à voir dans le tissu conjonctif réticulé des ganglions lymphatiques des cellules étoilées, comme **Kölliker**, **His**, **Frey**, l'ont compris jadis. J'espère que les notions nouvelles que je communique en ce moment entraîneront chez eux une conviction définitive.

Les follicules globuleux des ganglions mésentériques du Porc ont la même structure que le reste du ganglion, avec cette seule différence qu'ils contiennent un réseau très riche de capillaires sanguins. Le tissu réticulé qui les forme a la même origine et la même signification que celui que l'on trouve dans les autres parties de l'organe.

Les vaisseaux lymphatiques sont constitués longtemps avant l'apparition des ganglions lymphatiques. C'est là un fait d'une très grande importance et qui a été découvert par **Breschet**[2]. **Breschet** n'était pas un histologiste. Il est sans doute surprenant que **Kolliker**[3], qui est à la fois un histologiste et un embryologiste, n'ait rien pu nous apprendre de plus sur le développement des ganglions lymphatiques. M. **Cuénot**[4], dans une thèse de doctorat ès sciences, dit avoir vu, dans le mésentère du Lapin un ganglion se former sur le trajet d'un vaisseau lymphatique. Mais dans tout cela, il n'y a pas une seule observation microscopique relative au développement, soit des vaisseaux, soit des ganglions lymphatiques.

Cette année, dans une série de notes communiquées à l'Académie des sciences, j'ai exposé les recherches successives que j'ai faites dans le but de combler cette lacune de la science, et surtout d'arriver par le développement des lymphatiques à déterminer la constitution histologique des ganglions. J'y ai édifié la théorie de la confluence et celle du remaniement des vaisseaux une fois formés. Toutes ces notions vont nous servir à comprendre et à expliquer les faits que je vais exposer maintenant. Je ne donnerai pas tous ceux que j'ai observés. Cela m'entraî-

1. Voir mon *Traité technique d'histologie.*
2. Breschet, Le système lymphatique, 1836.
3. Koelliker. Embryologie. 1884, p. 410.
4. Cuénot, Le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale, 1889.

nerait beaucoup trop loin. J'ai utilisé pour faire ces observations des embryons de Porc et de Mouton que l'on se procure très facilement aux abattoirs de Paris. J'en ai eu à ma disposition un nombre très considérable à des périodes très différentes du développement. J'ai noté leur longueur, tout en sachant que cela n'a pas une très grande importance, comme je l'ai déjà fait remarquer [1].

J'ai d'abord vérifié le point découvert par Breschet : les vaisseaux lymphatiques sont formés, alors qu'il n'y a pas encore un seul ganglion lymphatique. Grâce aux liquides d'injection si pénétrants que nous avons aujourd'hui à notre disposition, il est facile d'en reconnaître l'exactitude. On pique au hasard, dans la peau du membre abdominal de l'embryon, et l'on envoie du bleu de Prusse; les lymphatiques s'injectent. Les tissus étant transparents et mous, presque autant que de la gélatine gonflée dans l'eau, rien n'est plus simple que de les voir et de les suivre par dissection. D'abord pas de ganglions, ni le poplité, ni les inguinaux. A coup sûr, c'est un fait bien curieux que cette absence des ganglions, alors que les lymphatiques sont déjà formés. Cependant il n'y a pas lieu d'en être surpris, si l'on considère que, chez les Vertébrés inférieurs dont les vaisseaux lymphatiques ont cependant un très grand développement, il n'y a pas de ganglions [2]. Chez eux, le développement du système lymphatique n'est pas allé plus loin. L'anatomie comparée fourmille de faits analogues.

La première apparition du ganglion lymphatique se traduit par une tache ou plutôt un petit nodule rouge vif (on dirait une goutte de cire à cacheter au vermillon). Ce nodule qui est formé par un réseau très riche de capillaires sanguins embryonnaires, relativement volumineux, dilatés par places, se trouve au lieu d'élection du futur ganglion : il occupe la surface d'un vaisseau lymphatique. Il correspond à un follicule lymphatique.

Le follicule étant dans le ganglion lymphatique l'organe essentiel, tant au point de vue physiologique qu'au point de vue

1. *Comptes rendus*, p. 1105, t. CXXI, 1895.
2. Voir ma note du 7 décembre 1896.

anatomique, on comprend qu'il soit le premier à se former. On sera peut-être surpris, de voir, dans le développement d'un organe, l'appareil vasculaire de cet organe s'édifier tout d'abord. Pourtant cela ne se produit-il pas ailleurs? Est-ce que les vaisseaux d'un nodule adipeux ne se forment pas avant les cellules adipeuses? Il est sans doute très philosophique de contempler la nature assurant les moyens de nutrition d'un organe avant l'apparition de cet organe. Mais n'y sommes-nous pas habitués? Ne voyons-nous pas les mamelles se gonfler et la lactation se produire avant la naissance des petits? Il s'agit cependant là d'un phénomène autrement plus complexe que l'édification d'un réseau capillaire là où se formera bientôt l'organe auquel est nécessaire l'apport du sang.

Chaque fois que j'ai observé un nodule vasculaire sur un lymphatique, celui-ci m'a paru interrompu. Je suppose, cependant, qu'il y a une phase du développement dans laquelle le nodule n'entrave pas encore le cours de la lymphe. Je n'ai pas pu la saisir. Quoi qu'il en soit, il me paraît certain qu'au niveau du nodule il se produit dans le lymphatique un phénomène de régression qui en détermine l'atrophie partielle. C'est ainsi que le lymphatique, coupé au niveau du nodule, forme deux tronçons dont l'inférieur devient un afférent et le supérieur un efférent. Qu'il se forme un nouveau ganglion sur le trajet de l'efférent, celui-ci constituera l'afférent de ce dernier ganglion. C'est ainsi que s'explique ce fait que j'ai indiqué dans mon Traité technique, que l'efférent d'un ganglion peut être l'afférent d'un autre ganglion. Il y a déjà longtemps j'en ai rendu témoin le professeur **His** qui visitait mon laboratoire, il en parut surpris. Aujourd'hui il semble bien simple à celui qui adoptera ma manière de voir sur le développement des ganglions lymphatiques.

Après que le lymphatique a été coupé, son segment inférieur se termine par un cul-de-sac. Cela, on le voit avec la plus grande facilité, parce que l'on peut remplir ce cul-de-sac d'une masse colorée en injectant par piqûre le réseau lymphatique cutané. J'en possède de fort belles préparations.

Le bourgeon terminal du lymphatique afférent émet bientôt

des bourgeons, et ces bourgeons pénètrent dans le nodule vasculaire dont j'ai parlé tout d'abord. C'est alors seulement que le ganglion lymphatique se constitue. Mais il n'est pas encore achevé. A cette période de son évolution, il n'est pas entièrement perméable à la lymphe. Le liquide injecté dans l'afférent n'arrive pas à l'efférent. C'est un peu plus tard seulement qu'il peut y parvenir après avoir traversé le ganglion lymphatique. On obtient alors de bonnes préparations histologiques. Les plus belles et les plus démonstratives m'ont été fournies par des embryons de Mouton. Les ganglions injectés par les afférents sont placés pendant quelques jours dans une solution de bichromate de potasse à 2 pour 100, puis dans l'alcool ordinaire. On y fait ensuite des coupes que l'on colore à l'éosine. Ce dernier réactif a l'avantage de colorer les globules qui habituellement remplissent les capillaires sanguins, tandis que les capillaires lymphatiques sont dessinés par la masse bleue qui les a pénétrés. J'avertis ceux qui répéteront cette expérience que les capillaires lymphatiques contiennent un très grand nombre de cellules lymphatiques que le bleu de Prusse n'a point chassées. Il en résulte que les canaux lymphatiques ne présentent point la régularité que l'on observe d'habitude dans les vaisseaux injectés. Le même aspect se retrouve souvent dans les lymphatiques du réseau cutané, voire même dans les troncules lymphatiques qui se rendent aux ganglions ou qui en partent.

Ces préparations apprennent d'emblée que le courant de lymphe qui traverse un ganglion pour aller des afférents aux efférents suit d'abord des voies canaliculées. C'est la période du développement dans laquelle le ganglion peut être comparé à un angiome simple.

Il est fort aisé d'observer toutes les phases de la transformation de l'angiome simple en angiome caverneux, le processus de cavernisation se faisant d'une manière graduelle. Il se poursuit et n'est arrêté que par les résistances insurmontables qu'il rencontre. Parmi ces résistances, celle que lui offrent les vaisseaux sanguins mérite surtout de retenir l'attention.

On sait depuis longtemps (**His**, **Frey**) que les capillaires sanguins compris dans les follicules lymphatiques sont entourés

d'une seconde tunique, d'une sorte de manteau, duquel se dégagent des fibrilles, fibrilles qui font partie de l'ensemble de la charpente réticulée. Ce manteau, cela est évident maintenant, n'est autre chose que la paroi du lymphatique ou plutôt des lymphatiques qui sont venus s'accoler au vaisseau sanguin sans pouvoir l'entamer. Les fibrilles sont tout ce qui reste de la paroi des lymphatiques et du tissu conjonctif intermédiaire à la fin du processus de cavernisation.

Dans le développement des ganglions lymphatiques, il reste un point obscur. Pour y apporter un peu de lumière, je me vois forcé d'avoir recours à la méthode comparative, parce que l'observation directe me paraît complètement impossible. On a vu que l'on peut très facilement injecter les afférents d'un ganglion embryonnaire, mais que la masse d'injection ne traverse pas le ganglion, les voies de communication n'étant pas encore ouvertes. Il en résulte que l'afférent est nettement indiqué et dessiné, mais que l'on ne voit rien de l'efférent. Comment celui-ci pénètre-t-il le ganglion? Il est probable que, tout comme l'afférent, il forme un cul-de-sac, après que le lymphatique a été coupé par le développement du nodule vasculaire, et que de ce cul-de-sac partent des bourgeons creux qui pénètrent le ganglion; mais je n'en ai rien vu.

Explication de la planche IX.

Fig. 1. — Ganglion mésentérique du Porc. Coupe faite après injection interstitielle d'acide osmique et l'action de l'alcool au tiers, la gomme et l'alcool; les éléments lymphatiques ont été expulsés à l'aide du pinceau.

Fig. 2. — Coupe de l'intestin grêle du Lapin faite après injection des lymphatiques.

Fig. 3. — Villosités intestinales du Rat, dont les lymphatiques ont été injectés.

Fig. 4. — Ganglions poplités d'un embryon de Porc de 0 m. 25, injectés par les afférents.

Fig. 5. — Coupe d'un ganglion poplité d'un embryon de Porc de 0 m. 20 faite après injection du ganglion par les afférents.

Fig. 6. — Coupe d'un ganglion cervical d'un embryon de Porc de 0 m. 17, pour montrer le processus de cavernisation.

LES GLOBULES SANGUINS

ET LES

ORGANES LYMPHOIDES DES INVERTÉBRÉS

(REVUE CRITIQUE ET NOUVELLES RECHERCHES)

Par L. CUÉNOT

Professeur adjoint à la Faculté des Sciences de Nancy.

PLANCHE X

Pendant longtemps la signification des glandes closes annexées aux cavités cœlomiques ou vasculaires est restée dans une profonde obscurité ; leur étude paraissait même si difficile, si infructueuse, qu'elle était négligée de parti pris dans presque toutes les monographies. Maintenant il ne doit plus en être ainsi ; les progrès de la technique histo-physiologique permettent d'aborder le problème avec la certitude du succès. J'ai écrit cette Revue critique pour résumer sous une forme précise ce qui est fait et indiquer ce qui reste à faire ; j'espère montrer aux jeunes zoologistes qu'il y a encore de vastes champs inexplorés, plus intéressants cent fois que les questions rebattues qu'on reprend avec beaucoup de peine pour n'y rien ajouter. La technique est créée ; il ne manque plus que la mode, qui quittera peut-être un jour l'éternelle monographie anatomique pour se porter aux questions physiologiques.

DÉFINITIONS ET MÉTHODES TECHNIQUES.

Étude des globules sanguins. — Pour étudier les globules

d'une façon complète, il faut combiner un certain nombre de procédés, qui se complètent et se confirment l'un par l'autre :

1° Examen du sang sur le vivant, de préférence dans un fragment d'organe transparent (par exemple branchie), pour éviter le contact de l'air et la plasmoschise qui s'ensuit ordinairement;

2° Sang fixé immédiatement au sortir du corps par une goutte d'iode ioduré;

3° Sang fixé immédiatement au sortir du corps soit par une goutte d'acide osmique 1 pour 100, soit par les vapeurs osmiques, et coloré par le vert de méthyle et l'éosine en solutions aqueuses;

4° Le sang est déposé sur une lame; après quelques secondes, nécessaires pour assurer l'adhérence des globules, on arrose la lame avec du sublimé (une demi-heure); on passe quelques heures dans de l'alcool à 70° renfermant un peu d'iode (pour enlever l'excès de sublimé), puis dans de l'alcool propre (pour enlever l'iode). On passe à l'eau et on fait une double coloration avec une couleur basique (vert de méthyle ou bleu de méthylène) et une couleur acide (fuchsin S, orange G, éosine); on passe dans les alcools successifs, le toluène, et on monte dans le baume. Ce procédé, qui a été employé par la plupart des histologistes qui ont étudié le sang (voir par exemple une technique détaillée dans **Lovell Gulland**, 96), donne de très belles préparations permanentes qui permettent de bien suivre l'évolution des grains acidophiles. — Pour l'étude des grains basophiles, il est quelquefois bon d'éviter l'eau (voir **Hardy** et **Wesbrook**, 95) : on fixe sur lame à l'alcool absolu et on colore par des substances dissoutes dans de l'alcool fort (bleu de méthyle, thionine, éosine). — Pour l'étude du noyau et des divisions nucléaires, je remplace la couleur basique par l'Hämalaun de Mayer, qui donne une coloration intense à la chromatine.

Définition des organes lymphoïdes. — Je réunis sous le nom d'*organes lymphoïdes* un certain nombre de « glandes closes » en rapport intime avec les globules des liquides sanguin et cœlomique; on peut dire très exactement qu'un organe lymphoïde est constitué par des amibocytes groupés en organe fixe,

dans un but déterminé, et *vice versâ* que les amibocytes libres constituent un organe lymphoïde dont les cellules sont éparses et disjointes dans un liquide.

Tous ces organes ont une structure commune et caractéristique; ils sont formés par une trame conjonctive réticulée qui enferme dans ses mailles une accumulation de cellules, identiques aux globules libres, auxquelles s'ajoutent parfois des éléments dérivés (cellules géantes de la moelle des os et de la rate des Vertébrés). Naturellement les organes lymphoïdes sont placés sur le trajet de vaisseaux qui les vascularisent largement, ou bien sont baignés de toutes parts par le liquide cœlomique.

Actuellement, on peut distinguer quatre sortes d'organes lymphoïdes : 1° ceux qui forment de nouveaux globules sanguins (*organes globuligènes*); 2° des amas de cellules capables de phagocyter les corps solides qui passent à leur portée et de les digérer s'il y a lieu (*organes phagocytaires*); 3° des organes chargés en même temps que les amibocytes cœlomiques de l'élimination de certains produits solubles d'excrétion (*organes lympho-rénaux* ou *reins lymphoïdes*); 4° enfin des organes que j'appellerai *complets*, qui sont constitués par des cellules évoluant sur place exactement comme les amibocytes libres évoluent dans le plasma sanguin, en changeant par conséquent d'aspect et de rôle, au lieu d'être vouées uniquement à la fonction globuligène ou à la fonction phagocytaire.

Technique des organes globuligènes. — On sait que les amibocytes ont une vie limitée, et qu'à la fin de leur évolution ils sont avalés par des phagocytes, qui les digèrent et les font disparaître totalement; il doit donc y avoir, dans tout organisme pourvu de globules, des cellules chargées du remplacement des éléments morts. Deux cas peuvent se présenter : 1° ce sont des globules libres qui ont le pouvoir de se diviser par mitose et amitose; on le reconnaîtra en employant la technique n° 4 indiquée à l'étude des globules sanguins; 2° les globules libres ne se divisent jamais ou très rarement, et il y a des organes globuligènes dont les cellules se divisent par mitose et se détachent pour constituer les globules libres.

Il n'est pas très facile de démontrer la fonction d'un tel

organe : ses cellules sont naturellement identiques aux plus jeunes stades des globules libres, ne possèdent pas la propriété phagocytaire, et se divisent par mitose. La multiplication des mitoses à la suite de saignées ou aux époques de nutrition surabondante constitue à peu près la seule preuve expérimentale. On pourra la confirmer, en constatant que chez les animaux pourvus d'un organe globuligène, les divisions des cellules libres sont absentes ou extrêmement rares.

Technique des organes phagocytaires. — Il est bien connu, depuis les mémorables travaux de **Metchnikoff**, que les globules amiboïdes peuvent agir comme phagocytes, c'est-à-dire sont capables d'ingérer ou d'entourer les substances solides avec lesquelles ils se trouvent en contact, sauf lorsque celles-ci (cas présenté seulement par un certain nombre de parasites) sont douées de ce qu'on appelle le *chimiotactisme négatif*; lorsque la substance ingérée est de nature albuminoïde, elle peut être digérée et dissoute. On sait aussi que les amibocytes ne possèdent cette propriété que durant les premiers stades de leur existence; les amibocytes âgés, ou bien ceux qui sont remplis de granulations, en sont très généralement dépourvus.

Chez un certain nombre d'animaux, outre ces phagocytes libres et mobiles, on trouve des phagocytes fixes, dont la forme et les propriétés sont plus ou moins semblables à celles des globules libres, et qui sont réunis en un organe lymphoïde défini que j'ai appelé organe phagocytaire. Quelquefois, les phagocytes fixes peuvent être très différents des globules sanguins, et ne pas être groupés en tissu lymphoïde : c'est le cas de quelques épithéliums, comme l'endothélium des capillaires du foie (Grenouille, Oiseaux, Mammifères), l'épithélium de certaines régions des néphridies (Annélides, Sipunculiens), etc. Bien que, dans cet article, j'aie surtout en vue les organes lymphoïdes, je signalerai cependant, le cas échéant, les épithéliums qui possèdent la propriété phagocytaire.

Pour mettre en évidence les organes phagocytaires, la technique est très simple : il suffit d'injecter dans le cœlome ou les vaisseaux une petite quantité d'eau salée physiologique tenant en suspension une poudre fine facile à retrouver; tous

les phagocytes, libres ou fixés, s'emparent de la substance solide et deviennent évidents. Parmi tous les corps solides pulvérulents, je préfère de beaucoup l'encre de Chine : ses grains, extrêmement fins et légers, peuvent circuler dans les plus fins capillaires sans les obstruer; ils sont parfaitement insolubles dans tous les réactifs, ce qui permet de les retrouver sur les coupes; dès que l'on a ouvert un animal injecté d'encre de Chine, s'il possède des organes phagocytaires, ceux-ci sautent aux yeux par leur coloration d'un noir intense (fig. 1, 2, 3, 4). La seule erreur qui soit possible, c'est de prendre pour un organe défini un amas de phagocytes libres bourrés d'encre et arrêtés en un point quelconque pour une raison mécanique; on lèvera bien aisément cette petite difficulté, en recherchant chez un individu non injecté si l'on trouve à la même place un amas défini de cellules fixes.

J'avais autrefois préconisé, pour *révéler* les organes phagocytaires, les injections de sang rouge de Mammifère; les phagocytes s'emparent des hématies et deviennent d'un rouge intense. Mais cette technique a un très gros inconvénient, qui m'a induit en erreur à propos des cellules de Leydig des Gastéropodes Pulmonés : les hématies ingérées perdent en partie leur hémoglobine, qui passe dans le liquide ambiant et s'élimine par un organe excréteur quelconque; celui-ci prend alors la coloration rouge caractéristique et on est exposé à le prendre pour un organe phagocytaire, d'autant plus que ses cellules renferment des boules d'hémoglobine qui ressemblent beaucoup à des hématies entières.

Une fois les organes phagocytaires reconnus par l'encre de Chine, on peut injecter d'autres substances solides moins commodes qui donnent de précieuses indications chimiques : des bactéries, des globules rouges de Mammifères ou de Batraciens, du sperme, pour étudier la digestion des albuminoïdes; du lait ou de l'huile émulsionnée comme corps gras, de l'amidon de riz comme hydrate de carbone; puis, pour définir la réaction des phagocytes, toute la série des substances qui virent aux acides ou aux alcalis, poudre de tournesol, carmin d'alizarine, rouge Congo, etc.

Il est un cas où la technique doit être particulièrement précise et raisonnée : c'est quand une cellule possède la double propriété d'absorber des corps solides (phagocytose), et de retirer du liquide ambiant des substances dissoutes qu'elle élimine (excrétion); je citerai par exemple l'épithélium des néphridies des Oligochètes, les amibocytes des Échinodermes. Pour distinguer entre les deux propriétés, il faudra injecter une substance sûrement insoluble (l'encre de Chine réalise l'idéal à ce point de vue) et une substance sûrement soluble qui ne se précipite pas à l'intérieur du corps (on y arrivera en employant des solutions très bien filtrées, faites au besoin dans le sang même de l'animal étudié); le déterminisme des organes se fera ainsi avec une rigueur absolue. — L'exemple suivant montrera bien l'erreur qu'il faut éviter : j'injecte dans le cœlome d'un Insecte une solution d'indigo-carmin; après quelques heures, je retrouve de l'indigo à la fois dans beaucoup d'amibocytes et dans les cellules des tubes de Malpighi; les uns et les autres doivent-ils être considérés comme des cellules excrétrices? Pas du tout : une partie de l'indigo s'est précipité en arrivant dans le cœlome, et le reste est demeuré dissous; les amibocytes ont ingéré l'indigo précipité en leur qualité de *phagocytes*, tandis que les tubes de Malpighi ont éliminé l'indigo dissous en leur qualité d'*organes excréteurs*.

Technique des organes lympho-rénaux. — Les organes lympho-rénaux ne sont connus avec certitude que chez les Échinodermes (glande ovoïde) : lorsqu'on injecte dans le cœlome du carminate d'ammoniaque *parfaitement dissous*, on constate que ce carminate est éliminé par une quantité de cellules, parmi lesquelles les amibocytes libres et les cellules de la glande ovoïde. Pour mettre en évidence un organe lympho-rénal, on emploiera donc les injections physiologiques de matières colorantes solubles, utilisées pour la recherche des organes excréteurs en général; on trouvera des indications détaillées dans les travaux de **Kowalevsky** (89, 95) et les miens (92, etc.).

Je vais passer en revue les différents groupes, en signalant pour chacun d'eux, autant que cela sera possible, le procédé

par lequel se fait le remplacement des amibocytes morts, les agents de la phagocytose, et les organes lymphoïdes de fonction connue ou inconnue (la fonction d'un organe lymphoïde ne peut être considérée comme connue que si elle a été démontrée expérimentalement). On verra que malgré les recherches déjà nombreuses de **Kowalevsky** et de ses élèves, et les miennes propres, la question n'est encore qu'ébauchée.

Arthropodes.

Insectes.

Chez les Orthoptères, le remplacement des amibocytes se fait aux dépens des globules libres; les plus jeunes se multiplient activement par mitose; quelquefois des divisions directes, mais en petit nombre, succèdent aux mitoses régénératrices. **M. Heidenhain** a reconnu aussi la présence de nombreuses mitoses dans les amibocytes libres chez diverses Chenilles. Il n'y a donc pas d'organe globuligène; il est certain maintenant que les cellules péricardiales, auxquelles divers auteurs ont attribué autrefois une fonction globuligène, sont des cellules excrétrices acides (rein à carminate).

Chez beaucoup d'Insectes, les seuls phagocytes de l'organisme sont des globules libres : c'est le cas des Blattes, Mantes et Locustaires parmi les Orthoptères, de l'*Hydrophilus piceus* L., du *Dytiscus marginalis* L., des larves d'*Æschna*, des chenilles de *Pieris brassicæ* L., de *Bombyx rubi* L. Mais chez d'autres, Grillons, Acridiens et Forficules, il existe en outre des organes phagocytaires, en relation avec le septum péricardial dans la région abdominale; chez les Grillons, ce sont des organes triangulaires placés dans les premiers anneaux abdominaux, au nombre de deux paires (*Gryllus*, *Nemobius*), ou de quatre (*Gryllotalpa*, fig. 1); chez les Acridiens et les Forficules, c'est une lame à peu près continue s'étalant sur un septum péricardial, à droite et à gauche du cœur, dans les cinq ou six premiers anneaux abdominaux (fig. 2). Ces organes sont formés d'une masse de cellules identiques aux amibocytes jeunes, se multipliant par mitose aux dépens d'éléments germinatifs non phago-

cytaires, et possédant les mêmes propriétés physiologiques que les phagocytes libres du sang (acidité, pouvoir digestif pour les albuminoïdes, mouvements amiboïdes).

Chez diverses larves de Lépidoptères, d'Hyménoptères et de Diptères, **Schäffer** et **M. Heidenhain** ont signalé des amas de cellules fixes semblables aux amibocytes, présentant des mitoses et occupant des positions très variées (autour de troncs trachéens, au voisinage des ébauches des ailes, à l'extrémité inférieure de l'abdomen, etc.). Il est possible que ce soient aussi des organes phagocytaires.

(*Bibliographie complète et figures dans* **Cuénot**, 95.)

Chilopodes.

On ne sait pas comment se remplacent les amibocytes.

Kowalevsky a découvert des organes phagocytaires chez *Scolopendra cingulata* Latr. : ce sont de petits glomérules logés çà et là dans les lobes du tissu adipeux, depuis le troisième segment jusqu'à l'extrémité du corps (de 2 à 10 paires de glandes dans chaque segment); ces organes sont formés par une accumulation de cellules, au centre de laquelle se termine une petite artère émanée des vaisseaux dorsal et ventral; les cellules présentent des mitoses, sont des phagocytes actifs et digèrent les bactéries injectées dans le cœlome. Chez *Cryptops hortensis* Leach, il n'y a par segment qu'une paire d'organes phagocytaires, situés à l'extrémité d'artérioles émises par le vaisseau ventral (**Duboscq**).

(*Voir pour détails et figures* **Kowalevsky**, 95, *et* **Duboscq**, 96).

Diplopodes.

Kowalevsky (95) a décrit chez *Iulus* et *Glomeris* des formations singulières, qu'il est bien difficile d'interpréter clairement : la chaîne nerveuse ventrale est entourée d'un grand sinus, tapissé intérieurement de cellules épithéliales, de nature excrétrice, puisqu'elles éliminent le carminate d'ammoniaque injecté dans le cœlome. Dans ce sinus, on trouve aussi des quantités de cellules libres, semblables aux amibocytes, qui semblent se former

aux dépens de l'épithélium, et qui participent à la même fonction excrétrice. Est-ce un organe lympho-rénal, et ces cellules libres sont-elles bien des globules sanguins? De nouvelles recherches seraient indispensables pour éclaircir la question.

Crustacés.

I. *Décapodes.* — Chez les Décapodes adultes, les amibocytes en circulation dans le sang ne présentent jamais de mitoses[1]; on y trouve seulement quelques très rares divisions directes; on doit donc prévoir l'existence d'un organe globuligène. Cet organe est formé par une accumulation de cellules placées sur la surface dorsale de l'estomac masticateur, formant une sorte de couverture de minime épaisseur : ces cellules, parfaitement identiques aux globules les plus jeunes trouvés dans le sang, n'ont aucun pouvoir phagocytaire et se multiplient activement par mitose. — **Owsjannikow** (95), en plus de cet organe globuligène, croit qu'il y a encore dans le tissu conjonctif de petits amas lymphoïdes qui ont la même signification; je pense qu'il a eu affaire à des amas accidentels d'amibocytes, comme on en rencontre si souvent dans les coupes.

Il n'y a pas d'organe phagocytaire chez les Décapodes; les phagocytes sont les jeunes amibocytes en circulation dans le sang; ils ont une réaction neutre (*Astacus*) ou acide (Décapodes marins) et digèrent les albuminoïdes qu'ils absorbent.

Saint-Hilaire (93) a attribué une fonction phagocytaire aux ramifications de l'artère hépatique qui entourent les cæcums du foie; à la suite d'injections de carmin ou de sang de Vertébrés, il les a trouvées remplies par ces substances. Il a été trompé par des embolies formées par des phagocytes libres qui s'arrêtent et s'entassent dans ces fins capillaires; il est facile de les éviter en injectant des poudres très fines. — Il arrive aussi très souvent, à la suite d'injections, de trouver de semblables

1. Chez de jeunes *Astacus*, **vom Rath** (95) a trouvé assez fréquemment des mitoses dans les globules circulants, alors qu'il n'y en a jamais chez les adultes. Un phénomène identique est connu chez les Vertébrés : chez les embryons et les larves, il y a fréquemment des mitoses dans les hématies et amibocytes circulants, tandis que, chez les adultes, elles sont extrêmement rares ou absentes, le renouvellement se faisant uniquement par les organes globuligènes.

amas emboliques dans les interstices des reins branchiaux (organes excréteurs logés dans les sinus sanguins des branchies); c'est ce qui m'a fait croire autrefois, ainsi qu'à **Kowalevsky** (94), au rôle globuligène et phagocytaire de ces organes, mais il est bien certain maintenant qu'ils sont uniquement formés de cellules excrétrices acides (rein à carminate).

(*Bibliographie complète et figures dans* **Cuénot**, 94.)

II. *Isopodes.* — Dans le corps adipeux d'*Oniscus*, **Martynov** (96) « constate la présence de nombreux phagocytes, qui en outre se rencontrent fréquemment autour de la cavité péricardiale ». Je pense que ces phagocytes ne sont pas autre chose que des amibocytes libres.

III. *Amphipodes.* — Il n'y a pas d'organe phagocytaire chez *Talitrus* (**Kowalevsky**, 94) ; je n'en ai pas trouvé non plus chez *Gammarus fluviatilis* Roesel ; l'encre de Chine injectée dans le cœlome est capturée seulement par des amibocytes libres.

IV. *Phyllopodes.* — Chez quelques Phyllopodes, et en particulier *Limnadia*, **Kowalevsky** (94) « trouve à la base des pieds abdominaux des glandes qui absorbent des grains d'encre de Chine; la disposition de ces glandes est très régulière ».

V. *Argulides.* — Chez les *Argulus*, **Claus** (75) signale sur la paroi externe de l'aorte un amas de cellules communiquant par un orifice central avec la cavité du vaisseau; il pense que ce disque cellulaire joue un rôle dans la production des amibocytes.

VI. *Cirripèdes.* — Les phagocytes libres des *Lepas* ont une réaction acide (**Gruvel**, 93).

Arachnides.

I. *Aranéides.* — Chez *Araneus diadematus* Clerck[1], j'ai constaté que la reproduction des amibocytes se fait aux dépens des globules libres, les plus jeunes se divisant activement par mitose. Il ne doit donc pas y avoir d'organe globuligène.

Kowalevsky (94) n'a pas trouvé d'organe phagocytaire chez les espèces qu'il a étudiées (*Lycosa Latreillei*, *Araneus diade-*

1. *Epeira diadema* des auteurs.

matus); les seuls phagocytes paraissent être les globules libres, ou errants dans les mailles du tissu conjonctif (ce que **Kowalevsky** appelle improprement cellules phagocytaires du corps adipeux).

II. *Solifuges.* — **Kowalevsky** (94) signale chez *Galeodes* des agglomérations de cellules entourant le cœur, et descendant sur les parties latérales des segments abdominaux; ces cellules absorbent les bactéries injectées dans le cœlome et constituent probablement des organes phagocytaires.

III. *Scorpionides.* — Chez *Buthus occitanus* Amour. et *Androctonus bicolor* Hempr. Ehrbg., j'ai constaté que la reproduction des amibocytes se fait aux dépens des globules libres, les plus jeunes se divisant par mitose, comme chez les Aranéides. Il ne doit donc pas y avoir d'organe globuligène.

Chez les Scorpions il existe un organe lymphoïde, connu depuis longtemps sous le nom de *glande sus-nervienne* ou *glande de Blanchard*; c'est un cordon cellulaire ou une série de petits lobules qui longe le cordon ventral dans toute l'étendue du préabdomen (fig. 4); l'organe entoure une lacune artérielle (artère spinale) qui lui donne d'innombrables ramuscules. La physiologie de cet organe est extrêmement curieuse : c'est un type d'organe lymphoïde *complet* comme la moelle des os des Vertébrés; on y trouve à côté les uns des autres, avec tous les passages (fig. 5) : 1° des éléments germinatifs qui se multiplient par mitose; 2° d'autres, en grand nombre, capables de phagocystose (**Kowalevsky**), 93-94, a déjà signalé que l'organe susnervien absorbe toutes les matières solides injectées dans le cœlome, encre de Chine, bactéries, hématies de Mammifères, etc.); 3° enfin des cellules, non phagocytaires, bourrées de grains acidophiles, que je regarde comme le terme final de l'évolution (signalées également par **Kowalevsky**). Or, toutes ces formes, jeunes globules à mitoses, phagocytes, cellules à grains, se retrouvent libres dans le sang, avec tous les passages. Il y a donc parallélisme absolu entre l'évolution de l'amibocyte libre et de la cellule de l'organe sus-nervien, bien qu'il y ait tout lieu de penser que ce sont deux séries absolument indépendantes l'une de l'autre.

Chez l'*Euscorpius carpathicus* L.[1], **Kowalevsky** (95 *bis*) a décrit, en outre du précédent, un autre organe lymphoïde : il est constitué par deux amas cellulaires creux, attachés en avant au diaphragme qui sépare le thorax de l'abdomen, et pendant librement dans le préabdomen jusqu'au niveau du deuxième segment abdominal ; ils sont placés entre le cordon nerveux ventral et les conduits des glandes génitales et leur cavité plus ou moins virtuelle communique avec le cœlome thoracique. D'après la description de **Kowalevsky** (que je n'ai pas vérifiée), ces organes seraient à la fois phagocytaires et rénaux, tandis que l'organe sus-nervien ne joue aucun rôle dans l'excrétion; ils absorberaient les substances solides (encre de Chine, bactéries, sperme de Poissons), aussi bien que des substances solubles (carminate d'ammoniaque, saccharate de fer).

Néphridiés.

Némertiens.

Le rhynchocœlome renferme des amibocytes de grande taille, présentant une sphère attractive bien visible, bien que **Bürger** (95) n'y ait jamais vu de divisions. Chez beaucoup de Némertes, l'épithélium du rhynchocœlome présente des différenciations auxquelles **Joubin** (90 *bis*) attribue un rôle globuligène : chez *Valencinia longirostris* Qtrf., par exemple, ce revêtement, dans une région où il recouvre le vaisseau dorsal qui fait fortement saillie à l'intérieur du rhynchocœlome, forme des paquets de cellules dont les superficielles paraissent se détacher pour tomber dans la cavité et y devenir les amibocytes. **Bürger** figure quelque chose de tout à fait semblable chez *Drepanophorus* : le vaisseau dorsal renfermé dans le rhynchocœlome est entouré d'une couche stratifiée de petites cellules.

L'appareil vasculaire renferme toujours des hématies, parfois colorées en rouge par l'hémoglobine (beaucoup d'Amphiporides, *Eubortasia Elisabethæ* M'Int.), d'autres fois verdâtres ou inco-

1. *Scorpio europæus* L. des auteurs.

lores (Tétrastemmiens). On ne sait rien sur la reproduction de ces éléments.

Bryozoaires (*Ectoproctes*).

Le liquide cœlomique renferme des amibocytes qui paraissent jouer un rôle dans l'excrétion. Si l'on fait vivre des colonies de *Flustra* ou de *Bugula* dans de l'eau de mer contenant un peu d'indigo-carmin ou de vésuvine, on constate au bout de quelques jours que les amibocytes cœlomiques se sont chargés de la matière colorante qui a passé à travers les parois du corps (**Harmer**, 91).

Joliet pense que les amibocytes se détachent du funicule, portion du mésoderme qui s'attache au tube digestif et parcourt les articles des tiges; c'est jusqu'ici une simple hypothèse.

Sipunculiens.

Chez tous les Sipunculiens, le liquide cœlomique est rendu trouble par la grande quantité de corpuscules figurés qu'il renferme : 1° de nombreuses hématies, colorées en rose par un albuminoïde, l'hémérythrine; 2° des amibocytes variés; 3° des vésicules géantes dont la signification est tout à fait inconnue; 4° des urnes vibratiles existant seulement chez *Sipunculus nudus* L. et *Phymosoma granulatum* F. S. Leuck., qui paraissent avoir pour fonction de brasser le liquide cœlomique. — L'appareil tentaculaire renferme aussi des amibocytes et des hématies, mais tandis que ces dernières, un peu plus petites que celles du cœlome, sont des éléments autonomes de cet appareil et se forment vraisemblablement sur place, les amibocytes sont des éléments cœlomiques entrés par diapédèse dans l'appareil tentaculaire. — J'ai trouvé assez fréquemment des divisions directes dans les hématies du cœlome, et il est possible que ce soit leur procédé de reproduction; je ne sais pas comment se remplacent les amibocytes.

Les stades jeunes des amibocytes sont des phagocytes actifs, à réaction acide; il n'y a pas d'organe phagocytaire lymphoïde. Par contre les néphridies peuvent jouer à ce point de vue un

rôle important : chez *Phascolosoma vulgare* Kef., le pavillon vibratile est suivi d'un court conduit très vibratile qui débouche dans la poche néphridienne tapissée de grosses cellules granuleuses; après injection d'encre de Chine dans le cœlome, j'ai trouvé toutes les cellules du conduit vibratile littéralement bourrées de fins grains d'encre, et par-ci par-là des grains plus ou moins gros dans les cellules glandulaires.

Echiuriens.

Le liquide cœlomique renferme des amibocytes et souvent des hématies à hémoglobine (*Bonellia minor* Mar., *Thalassema erythrogrammon* Leuck. Rüpp. et *Neptuni* Gärtn., *Hamingia arctica* Dan. Kor.); l'appareil vasculaire ne renferme que des amibocytes. L'origine de ces éléments est à peu près inconnue; chez *Thalassema Neptuni*, les cellules péritonéales qui couvrent les nombreux mésentères attachés à l'intestin et à la paroi du corps renferment une petite quantité d'hémoglobine et ressemblent assez par leur forme à des hématies; **Ray-Lankester** pense qu'elles se détachent par places pour constituer les hématies cœlomiques.

Chez les *Bonellia viridis* Rol. et *minor* Mar., les parois de certains vaisseaux présentent une structure particulière qui se rapporte bien probablement à une formation lymphoïde : une partie du vaisseau ventral, le vaisseau neuro-intestinal et ses deux branches présentent un aspect bosselé, irrégulier, dû à la superposition de plusieurs assises cellulaires autour de la lumière du vaisseau; ces cellules renferment du pigment, sont semblables aux amibocytes et présentent aussi des pseudopodes, à ce qu'il m'a semblé. Le rôle de ce manchon périvasculaire n'est pas connu.

(*Bibliographie dans* **Rietsch**, 86, et **Cuénot**, 91.)

Polychètes.

Le liquide cœlomique renferme de nombreux amibocytes, dont l'origine n'est connue que dans quelques cas. Chez *Micronereis variegata* Clap., **Racovitza** a constaté (94) qu'ils dérivaient

de la masse mésodermique non différenciée du segment en voie de formation qui se trouve avant le pygidium; ces cellules mésodermiques se divisent par mitose et donnent naissance à la fois aux amibocytes et aux cellules mères des œufs. Les Térébelliens possèdent des organes globuligènes bien typiques, signalés depuis longtemps par **Kükenthal** et **Meyer** (*Amphitrite rubra* Risso, *Lanice conchylega* Pall., *Polymnia*); ces organes sont formés par des accumulations parfois très volumineuses de cellules, qui se trouvent au voisinage des pavillons néphridiens, adhérentes à la face externe non ciliée du pavillon ou à son voisinage; dans la région inférieure du « thorax », où il n'y a plus de néphridies, les organes lymphoïdes sont placés sur des septums transverses ou sur de petits vaisseaux tégumentaires (*Voir figures dans* **Meyer**, 87); chez *Polymnia nebulosa* Mont., où je les ai étudiés, j'ai pu me convaincre du rôle globuligène de ces organes; leurs cellules sont identiques aux amibocytes jeunes du cœlome, n'ont pas la propriété phagocytaire et se multiplient activement par mitose. — Chez quelques espèces dépourvues de vaisseaux, le liquide cœlomique renferme en plus des hématies à hémoglobine (Capitellides, Glycériens, *Polycirrus hematodes* Clap.); il y en a aussi chez *Terebella lapidaria* L. [1], qui a cependant un appareil vasculaire normal à sang rouge (**Claparède**). L'origine des hématies est aussi peu connue que celle des amibocytes : **Eisig** figure chez *Notomastus lineatus* Clap. une grande hématie libre en mitose, mais il paraît n'avoir rencontré que cet exemple, ce qui le rend négligeable. D'après **Eisig**, on trouve chez les Capitelliens, en différents endroits du péritoine pariétal, des bourgeons cellulaires qui donneraient naissance soit à de jeunes hématies, soit à des amibocytes, mais ses figures sont loin d'être convaincantes. J'ai maintenant de forts doutes sur les tubes formateurs d'hématies que j'avais cru voir le long du cordon nerveux ventral chez *Dasybranchus* (91). Enfin chez les Glycères (*Glycera siphonostoma* Chiaje et *convoluta* Kef.), le cordon nerveux ventral est entouré d'une gaine d'un rouge vif, formée par l'accumulation

1. Synonymes : *Leprea lapidaria* L., *Heteroterebella sanguinea* Clap.

de petites cellules ovoïdes, chargées d'hémoglobine, qui ressemblent tout à fait à de jeunes hématies; il est possible que ce soit un organe globuligène, comme je l'ai supposé dans mon travail de 1891.

On peut distinguer trois sortes de phagocytes chez les Polychètes : 1° les amibocytes cœlomiques; 2° des organes lymphoïdes fixes (Néréidiens); 3° l'épithélium interne des néphridies (Sédentaires). — C'est **Kowalevsky** (96) qui a défini les organes phagocytaires des Néréidiens (*Nereis*, *Nereilepas*), et je puis confirmer en tous points sa description : ce sont des amas cellulaires disposés régulièrement par paires dans tous les segments du corps, sur le côté dorsal du segment, entre les téguments et les gros muscles longitudinaux; ils absorbent toutes les poudres inertes injectées dans le cœlome, ainsi que les bactéries. Il est très probable, bien que **Kowalevsky** n'en parle pas, que ces organes correspondent aux amas lymphoïdes que **Kükenthal** (85) a signalés bien auparavant chez les *Nereis*, à peu près à la même place. — L'épithélium glandulaire ou cilié qui revêt la portion moyenne des néphridies possède à un haut degré le pouvoir phagocytaire, comme **G. Schneider** (96) l'a reconnu chez un certain nombre de Sédentaires (*Arenicola marina* L., *Travisia Forbesi*, *Pectinaria hyperborea*, *Terebellides Strömi*), et moi-même chez *Polymnia nebulosa* Mont.; quand on injecte dans le cœlome des poudres inertes, celles-ci passent par le pavillon vibratile, arrivent dans la région moyenne de la néphridie et sont absorbées par son épithélium, où elles paraissent séjourner assez longtemps; chez *Polymnia nebulosa*, les trois néphridies antérieures, très glandulaires, ont un épithélium beaucoup plus actif au point de vue phagocytaire que les trois néphridies postérieures, à grand pavillon, mais à épithélium plus mince. Chez le seul Errant que j'ai étudié (*Nereis cultrifera* Gr.), j'ai constaté que les néphridies n'avaient aucun pouvoir absorbant.

Les Polychètes possèdent encore beaucoup d'autres organes lymphoïdes, dont la fonction n'a pas encore été étudiée expérimentalement. Chez *Ophelia radiata* Chiaje, le vaisseau branchial efférent qui longe les néphridies et porte les cellules sexuelles, est recouvert dans une certaine région par une couche de cel-

lules stratifiées, dont la taille et la structure rappellent les amibocytes, et qui paraissent se détacher facilement de leur support; **Schaeppi** (94) regarde cette région comme le lieu d'origine des amibocytes du cœlome. **Malaquin** (93) a observé des amas lymphoïdes sur le vaisseau ventral de plusieurs Syllidiens (*Syllis hamata* Clap., *Trypanosyllis cœliaca* Clap.) et aussi sur des bandes musculaires transverses (*Syllis hamata*). Chez les Cirratuliens (*Chetozone setosa* Malmgr., *Cirratulus*, etc.), certains septums et vaisseaux (v. ventral et branchiaux) sont revêtus d'une couche de cellules qui ressemblent beaucoup aux éléments libres dans le cœlome (**Meyer**). Enfin, chez quelques autres Polychètes (*Chetopterus*, *Aphrodite aculeata* L., *Hermione hystrix* Sav.), j'ai rencontré (91) des organes lymphoïdes plus ou moins analogues aux précédents.

Le liquide des vaisseaux renferme des amibocytes chez toutes les espèces à sang coloré; ils paraissent manquer chez celles à sang incolore (Phyllodociens, Syllidiens); on ne sait rien sur leur mode de formation. Le système vasculaire renferme très souvent un organe lymphoïde (?), d'aspect et de constitution très variable, qu'on appelle le *corps cardiaque*, et qui se trouve dans la portion contractile du vaisseau dorsal, attaché à la paroi du vaisseau et pendant librement dans sa cavité. Ce corps cardiaque existe chez tous les Térébelloïdes (Térébelliens, Amphicténiens, Ampharétiens) et les Cirratuliens, chez divers Flabelligériens, chez un Hermellien (*Sabellaria*) et divers Ophéliens (*Ophelia radiata* Chiaje, *Polyophthalmus pictus* Duj.). Chez les Térébelliens et les Cirratuliens cet organe est très fortement coloré en vert, en brun ou en noir, par l'accumulation de grains de pigment; chez le Polyophtalme, il est tout à fait incolore et semble formé par l'accumulation de petites cellules très semblables aux amibocytes hématiques. On a attribué au corps cardiaque les fonctions les plus variées : pour les uns, c'est un organe globuligène; pour d'autres, un simple appareil valvulaire (**Schaeppi** chez *Ophelia*); **Claparède** et **Eisig** en font un organe excréteur qu'ils rapprochent des chloragogènes en raison de sa pigmentation (*intravasale Chloragogendrüsen*); cette hypothèse est rendue tout à fait vraisemblable par les expériences de

Mai 1897.

G. Schneider (96), qui a montré que le corps cardiaque de *Terebellides Stromi* et *Pectinaria hyperborea* éliminait le saccharate de fer injecté dans le cœlome.

(*Bibliographie du corps cardiaque dans* **Eisig**, 87, **Cuénot**, 91, **Schaeppi**, 94.)

Oligochètes.

Chez les Lumbricides, j'ai constaté que le remplacement des amibocytes cœlomiques se fait aux dépens des globules libres, les plus jeunes se multipliant d'abord par de rares mitoses, puis par des amitoses répétées (c'est l'inverse de ce qui se passe chez les Orthoptères, où les mitoses sont très nombreuses et les amitoses plus rares). Il n'y a donc pas d'organe globuligène; les cellules chloragogènes, auxquelles on a attribué souvent cette fonction, sont des cellules excrétrices acides (rein à indigo), qui déversent leur produit dans le cœlome sans se détacher de leur substratum.

On peut distinguer trois sortes de phagocytes chez les Oligochètes : 1° les amibocytes jeunes, très actifs, à réaction acide, capables de digérer les albuminoïdes; 2° des organes lymphoïdes spéciaux au genre *Pericheta*; 3° certaines régions épithéliales des néphridies. — Les organes phagocytaires des *Pericheta* (*P. Dyeri* Bedd., *indica* Horst, *barbadensis* Bedd.) sont des amas arrondis, attachés aux septums intersegmentaires à droite et à gauche du vaisseau dorsal, et pendant librement dans la cavité des segments (régions moyenne et postérieure du corps); les cellules de ces organes absorbent rapidement les poudres injectées dans le cœlome, ainsi que les hématies de Mammifères (**G. Schneider**, 96). Chez les Lumbricides, il n'existe rien de pareil; les pseudo-organes phagocytaires que représente **G. Schneider** sur les côtés du vaisseau dorsal ou dans la cavité du typhlosolis sont formés par des amas de phagocytes libres, agglomérés et arrêtés accidentellement en ces points pour des raisons purement mécaniques. — Enfin **Kowalevsky** et **G. Schneider** ont reconnu aussi la propriété phagocytaire aux néphridies et je puis confirmer en tous points leurs résultats : chez les Lumbricides (*Lumbricus*, *Allolobophora*), l'encre de Chine injectée dans le cœlome

est entraînée à l'intérieur des néphridies par le courant vibratile, et les grains sont absorbés en masse par l'épithélium vibratile du *tube moyen*, qui se colore en noir dans toute sa longueur; cet épithélium a une réaction acide et joue aussi un rôle dans l'excrétion (rein à carminate); les cellules plates de la vessie paraissent avoir aussi la même propriété absorbante. Chez les Oligochètes aquatiques (*Rhynchelmis*, *Archienchytreus*), l'entonnoir vibratile est suivi d'un élargissement du canal néphridien (*filtre* de **Schneider**), à demi comblé par des cellules qui limitent des canalicules anastomosés; ces cellules absorbent les substances solides et les bactéries introduites dans le cœlome et digèrent très rapidement ces dernières (**Kowalevsky**, 96 *bis*, **Schneider**, 96). Enfin dans les néphridies de *Branchiobdella parasita* Braun, dans la région placée en dessous de l'entonnoir et appelée « capsule ou glande rouge », **Voinov** (96) décrit un amas cellulaire, bourré de granulations pigmentaires, qui correspond évidemment au « filtre » des autres Oligochètes; il admet aussi « que les excreta solides qui pénètrent dans la capsule s'arrêtent à l'intérieur de celle-ci, se détruisent, et que leurs granulations sont absorbées ». Par contre, il n'existe pas de région phagocytaire dans les néphridies des *Pericheta*, conformées d'ailleurs sur un tout autre plan.

(*Bibliographie et figures dans* **Schneider**, 96, *et* **Cuénot**, 97.)

Enfin il est probable qu'il faut rattacher aux organes lymphoïdes la poche périhémale des *Deinodrilus*, *Megascolides* et quelques autres genres : le vaisseau dorsal est enveloppé d'un sac qui le sépare du cœlome; la cavité ainsi formée renferme un grand nombre de corpuscules libres qui paraissent provenir de l'épithélium stratifié qui en recouvre la face interne (voir **Beddard**, 95, p. 27).

Le liquide des vaisseaux renferme de petits amibocytes, dont je ne connais pas le mode de reproduction; ils possèdent la curieuse propriété, comme les amibocytes cœlomiques des Echinodermes, d'éliminer les substances colorantes dissoutes (carminate d'ammoniaque, etc.) à la manière de cellules rénales; ils ont aussi le pouvoir phagocytaire.

Le système vasculaire renferme très souvent des organes pro-

blématiques, dont quelques-uns au moins sont de nature lymphoïde : chez les Lumbricides, les vaisseaux qui recouvrent les néphridies présentent de place en place des dilatations sphériques renfermant au centre un peloton de petites cellules ; ces cellules ne paraissent pas se diviser, et je me suis assuré qu'elles ne jouaient aucun rôle dans la phagocytose, l'excrétion ou le renouvellement des amibocytes vasculaires ; il est bien possible après tout que ces pelotons aient simplement un rôle mécanique, comme de ralentir le cours du sang dans certains organes. On les rencontre très fréquemment chez les Oligochètes, à des places variées, chez *Criodrilus* (néphridies postérieures), chez *Pontodrilus Michaelseni* Eisen (glandes septales et salivaires), chez *Trigaster Lankesteri* Benh. (néphridies buccales), chez *Sparganophilus*, *Acanthodrilus* et *Diacheta* (néphridies). Des formations analogues, mais beaucoup plus grosses et réunies en organes compacts métamériques, se rencontrent sur les côtés de l'œsophage chez les *Pericheta Houlleti* E. Perr. et *aspergillum* E. Perr., et chez *Acanthodrilus Rosai* Bedd. (*Voir bibliographie dans* **Beddard**, 95, *p.* 78.) Enfin chez beaucoup d'Oligochètes, il existe un *corps cardiaque*, logé à l'intérieur du vaisseau dorsal, et formé par l'assemblage de cellules pigmentées ou non (Discodrilides, Enchytréides, *Ctenodrilus*) ; chez les Branchiobdelles et *Ctenodrilus*, où il renferme beaucoup de pigment, on le regarde, sans doute à bon droit, comme un organe d'excrétion, retirant du sang des produits de désassimilation et les accumulant sous forme de pigments ; il est possible aussi qu'il joue un rôle purement mécanique, en obstruant la lumière du vaisseau dorsal, lors de sa contraction (**Michaelsen**).

(*Bibliographie du corps cardiaque dans* **Scharff**, 87, **Michaelsen**, 88, **Voigt**, 88, **Moore**, 95.)

Hirudinées.

Les cavités cœlomiques, aussi bien que le système vasculaire lorsqu'il existe (Rhynchobdellides), renferment de petits amibocytes, doués comme d'habitude de la propriété phagocytaire. D'après **Oka** (94), ils se multiplieraient par amitose chez *Clep-*

sine; pour beaucoup d'auteurs, les valvules, formées par un petit paquet de cellules, que l'on trouve à l'intérieur du vaisseau dorsal chez *Piscicola* et *Clepsine*, auraient, en outre de leur rôle mécanique, une fonction globuligène; les cellules de ces valvules sont pourtant un peu plus grandes que les amibocytes, comme le remarque **Oka**, qui adopte cependant cette manière de voir.

On peut reconnaître trois sortes de phagocytes chez les Hirudinées : 1° les amibocytes cœlomiques, très petits, et sans doute d'une minime importance au point de vue phagocytaire; 2° de grandes cellules spéciales aux cavités génitales (notamment testicules); 3° un organe lymphoïde placé aussitôt après le pavillon vibratile des néphridies. Les phagocytes génitaux ont été signalés en quelques lignes par **A. Schneider** (83), et cependant ils mériteraient bien une étude détaillée ; lorsqu'on examine les testicules d'*Hirudo* ou d'*Hæmopis*, on trouve flottants à leur intérieur une quantité d'éléments variés, d'abord les divers stades de développement des spermatozoïdes, et puis un nombre considérable de grandes cellules, très amiboïdes, à protoplasma vacuolaire, munies d'un noyau (*Hirudo*), ou de deux noyaux accolés (*Hæmopis*) ; ces phagocytes ingèrent en quantité les cytophores restés libres après le départ des spermatozoïdes, et sans doute aussi divers éléments dégénérés. D'après **A. Schneider**, on trouverait des phagocytes analogues dans les testicules de toutes les Hirudinées qu'il a étudiés, et aussi dans les ovaires. Ils diffèrent considérablement par leur taille et leur structure des amibocytes du cœlome, et il est peu probable qu'il y ait quelque lien entre ces deux sortes de cellules ; on ignore leur origine et leur mode de reproduction.

L'organe phagocytaire intra-néphridien paraît exister chez toutes les Hirudinées, avec quelques variations de forme ; il correspond physiologiquement au filtre ou au tube moyen des néphridies de Chétopodes. Chez *Clepsine*, *Nephelis*, *Trocheta*, *Pontobdella* (**Bourne, Graf, Oka**), l'entonnoir vibratile est suivi d'un élargissement ampulliforme presque entièrement comblé par une masse de petites cellules, tout à fait semblables aux amibocytes libres, comme l'a remarqué **Bolsius** (91); **Kowa-**

levsky (96), après injection cœlomique de carmin en poudre, encre de Chine, bactéries, a constaté que ces substances passent par l'entonnoir vibratile à l'intérieur des ampoules et sont absorbées par les cellules, qui digèrent très rapidement les bactéries. Chez *Hirudo*, *Hæmopis*, le pavillon néphridien est remplacé par un plateau percé de nombreux orifices vibratiles (**Mackim**, 95), qui repose sur une masse irrégulière de petites cellules, ressemblant tout à fait aux amibocytes libres ; chez *Hæmopis sanguisuga* L. [1], l'injection cœlomique d'encre de Chine m'a permis de confirmer le rôle phagocytaire de ces cellules ; quelques heures après l'injection, on retrouve à leur intérieur la majeure partie des grains d'encre ; rien ne passe dans la néphridie sous-jacente, dont les canalicules sont du reste très étroits.

Il faut probablement rapporter aux organes lymphoïdes les amas cellulaires que l'on rencontre parfois dans les tubes bothryoïdaux d'*Hirudo medicinalis* Rai ; on sait que ces tubes sont des vaisseaux sanguins tapissés par de grandes cellules excrétrices (rein à carminate), bourrées de granules colorés ; par places, mais très irrégulièrement, on trouve sur la paroi de ces tubes des mamelons remplis de petites cellules, identiques par leur taille aux amibocytes libres (**Cuénot**, 91). L'origine et le rôle de ces cellules sont inconnus.

Mollusques.

I. *Lamellibranches.* — Il est très probable que le remplacement des amibocytes se fait aux dépens des jeunes globules libres, dans lesquels on a signalé à diverses reprises des divisions mitotiques (**Apáthy** chez les Najades, 87 ; **de Bruyne** dans des globules migrateurs chez divers Acéphales, 95, et moi-même chez *Unio*) ; par contre **Knoll** (93), **Owsjannikow** (95) et **Carazzi** (96) ne voient que des divisions amitotiques dans les globules circulants d'*Anodonta* et d'*Ostrea*. Il existe des hématies à hémoglobine chez *Arca tetragona* Poli et *trapezia* [2], *Pec-*

1. *Aulastoma gulo* des auteurs.
2. Voir à ce sujet : Cuénot, Remarques sur le sang des Arches. *Arch. Zool. exp.*, (2,) t. 10, 1892, *Notes et Revue*, p. XVI.

tunculus glycimeris L., *Capsa fragilis* L., *Tellina planata* L., *Solen legumen* L. (**Ray-Lankester**, **Griesbach**, **Tenison-Woods**, **Cuénot**).

Les amibocytes jeunes sont des phagocytes actifs, comme d'habitude. Chez les espèces que j'ai étudiées (*Unio batavus* M. R., *Anodonta variabilis* Drap.), il n'y a pas d'organe phagocytaire; l'encre de Chine injectée dans le cœlome se retrouve entièrement dans les amibocytes libres, qui s'accumulent souvent dans les étroits vaisseaux des branchies, en nombre assez considérable pour colorer en noir le sommet des filaments (**de Bruyne** a fait la même remarque chez les Moules, Huîtres et Anodontes).

II. *Amphineuriens*. — Chez les Néoméniens, le liquide cœlomique renferme des amibocytes et des hématies ovales à hémoglobine.

Wirén (92) décrit chez *Neomenia* un organe lymphoïde situé à la base des branchies et remplissant en grande partie l'espace situé entre la paroi du cloaque, la paroi du corps et le péricarde; il est formé par des accumulations de cellules, semblables aux amibocytes libres, laissant de place en place des conduits lacunaires, à travers lesquels circule le sang qui va aux branchies ou en revient. **Wirén** attribue une fonction globuligène à cet organe lymphoïde, qui paraît n'exister que dans le genre *Neomenia* (il rapproche de cet organe la *Preanaldrüse* des *Proneomenia*, mais **Thiele** a montré que cette dernière était formée de cellules excrétrices).

III. *Gastéropodes*. A. *Prosobranches*. — Chez *Paludina vivipara* L., j'ai rencontré fréquemment dans les jeunes globules libres des mitoses et des amitoses, en nombre suffisant pour expliquer le renouvellement. Il n'y a donc pas d'organe globuligène [1].

Chez la Paludine, j'ai déterminé un organe phagocytaire bien typique : c'est la glande de l'oreillette découverte par **R. Perrier**

1. Les rachis branchiaux, c'est-à-dire le tissu conjonctif qui sépare dans les lames branchiales le canal efférent du canal afférent, n'ont point de rôle globuligène, comme je l'avais cru autrefois : ce n'est que du tissu conjonctif banal (**F. Bernard**, 90).

(89). La paroi de l'oreillette, au lieu d'être mince comme d'habitude, est constituée par un épais stroma lymphoïde, bourré de cellules qui se renouvellent par des mitoses ; lorsqu'on injecte de l'encre de Chine dans le cœlome, on retrouve la majeure partie de cette substance dans la paroi auriculaire, qui devient d'un noir franc, tandis que le ventricule garde sa teinte normale (fig. 3) ; ces phagocytes ont une réaction neutre ou très faiblement acide.

Les Prosobranches Monotocardes, sauf de rares exceptions (*Paludina*, *Cyclostoma*, *Valvata*, Vermétidés et Cérithidés), possèdent un organe lymphoïde entourant des canalicules émanés du rein. L'ensemble formé par ces canalicules et le tissu lymphoïde a été décrit par **R. Perrier** sous le nom de *glande néphridienne*, et forme une bande d'une coloration particulière qui longe le rein du côté péricardique ; les canalicules émanés du rein plongent dans une lacune sanguine qui communique largement avec l'oreillette, et qui est partiellement obstruée par un tissu conjonctif très développé, tout à fait analogue au stroma lymphoïde de l'oreillette de *Paludina* ; il m'a bien semblé que les cellules de cet organe étaient amiboïdes. Leur rôle est inconnu.

(*Voir pour détails anatomiques le travail de* **R. Perrier**, 89.)

Jusqu'ici ce sont les seuls organes lymphoïdes connus chez les Prosobranches ; dans mon travail de 1891, j'avais cru trouver, à la base des branchies d'*Haliotis*, en dessous du vaisseau efférent, un organe globuligène ; l'examen de nouvelles coupes m'a montré qu'il n'y a pas là d'organe défini et que j'ai été très probablement trompé par une accumulation accidentelle de globules sanguins.

B. *Opisthobranches*. — On ne sait pas comment se reproduisent les amibocytes ; les organes globuligènes signalés par divers auteurs ne paraissent pas avoir cette signification. Chez *Aplysia* en particulier, on sait que l'aorte antérieure présente à sa sortie du cœur une vaste dilatation, à parois très élastiques (*crista aortæ*) ; j'avais cru trouver, dans le feutrage conjonctif qui constitue cette paroi, le lieu de formation des amibocytes cœlomiques, mais je me range maintenant à l'opinion de **Mazza-**

relli (93), qui attribue un rôle purement mécanique à la *crista aortæ* et n'y voit pas de tissu lymphoïde.

On connaît un organe phagocytaire bien typique chez un certain nombre d'Opisthobranches ; chez les Doridiens, il est placé au voisinage des ganglions cérébroïdes, sur le trajet de l'aorte antérieure, qui lui donne de courts rameaux qui le vascularisent abondamment ; chez les Pleurobranchiens et les Bulléens, il est situé aussi sur l'aorte, mais tout près du cœur ; cet organe paraît exister chez tous les Doridiens et Pleurobranchiens, tandis qu'il n'est pas constant chez les Bulléens ; **Vayssière** et **Pelseneer** (94) l'ont signalé chez *Acteon*, *Philine* et *Gastropteron*, mais il manque certainement chez *Scaphander lignarius* L. Cette glande, relativement très volumineuse, lobée, colorée généralement en jaune d'or ou en brun, a une structure évidemment lymphoïde ; comme l'ont montré **Kowalevsky** (90-94) et **Hecht** (95), ses cellules ont la propriété d'absorber en quantité les substances solides injectées dans le cœlome et de digérer rapidement les matières albuminoïdes.

Il n'y a pas d'organe phagocytaire chez les Eolidiens ; **Kowalevsky** (94), après injection de bactéries du charbon, les retrouve « dans une sorte des cellules du tissu conjonctif disposées symétriquement des deux côtés du pied », aussi du côté dorsal et dans les appendices dorsaux. Pour ma part, j'ai examiné des coupes de divers *Eolis*, mais je n'ai pas vu d'organe défini dans les régions indiquées par **Kowalevsky** ; ses phagocytes sont probablement des amibocytes émigrants dans le tissu conjonctif.

C. *Pulmonés*. — Les amibocytes des Pulmonés sont des éléments d'une extrême simplicité ; on n'y voit jamais ces grains acidophiles si constants dans toute la série animale, et il semble que leur vie doive durer très longtemps. Je n'ai jamais vu une mitose dans les globules libres, mais seulement des amitoses qui paraissent augmenter de nombre lorsqu'il y a eu des dépenses de globules par saignées, injections bactériennes, etc. On ne connaît pas non plus d'organe globuligène, de sorte que l'on est forcé d'admettre, jusqu'à preuve du contraire, que le renouvellement des globules se fait uniquement par amitose des éléments préexistants. C'est l'unique cas connu jusqu'ici.

Les amibocytes libres sont les seuls phagocytes des Pulmonés; ils ont une réaction acide et digèrent facilement les albuminoïdes (bactéries, hématies, etc.).

Dans un travail antérieur (92), j'ai cru que les *cellules de Leydig* du tissu conjonctif, qui jouent à la fois le rôle de cellules de réserve (glycogène) et de cellules excrétrices (rein acide à carminate), étaient aussi capables de phagocyter les hématies de Mammifères injectées dans le cœlome, à l'exclusion des autres substances solides: c'est une erreur causée par une mauvaise technique : les hématies, une fois injectées dans le cœlome, perdent souvent leur hémoglobine, qui est éliminée par les cellules de Leydig, de même qu'elles éliminent le carminate d'ammoniaque; elles se remplissent alors de boules hémoglobiques, que j'ai prises à tort pour des hématies entières; celles-ci, comme les autres corps solides, sont capturées uniquement par les amibocytes libres.

IV. *Céphalopodes.* — Les amibocytes tirent leur origine d'un organe globuligène, connu depuis longtemps sous le nom de *corps blanc* (**Hensen**, 1865), et que **Faussek** (93) a bien étudié. Ce corps blanc est une grosse masse annulaire de tissu lymphoïde qui se trouve dans l'orbite entre l'œil et le ganglion optique (fig. 7); il est formé d'une trame conjonctive, renfermant un nombre considérable de petites cellules identiques aux amibocytes jeunes et se multipliant très activement par mitose.

Kowalevsky (94) a étudié la phagocytose chez les Céphalopodes, mais ses résultats ne sont pas encore bien clairs ; les bactéries seules donnent des résultats, l'encre de Chine et les autres poudres inertes s'accumulant dans les étroits capillaires des branchies et déterminant l'asphyxie des animaux. Les bactéries injectées sont capturées par les amibocytes libres; il paraît qu'il existe en outre un organe phagocytaire situé dans les lames branchiales et constitué par une masse de cellules disposées sur les parois du vaisseau veineux (*Octopus*).

Les Céphalopodes possèdent deux organes énigmatiques, qui rentrent peut-être dans la catégorie des corps lymphoïdes. On sait que chez tous les Dibranchiaux, le cœur branchial est coiffé par un petit appendice ovoïde, de couleur blanche, dont la struc-

ture est assez compliquée; cet organe présente une cavité arboriforme qui communique avec la cavité péricardique par un ou plusieurs orifices en forme de fente, et qui est revêtue d'un épithélium cylindrique de nature excrétrice (**Grobben**); du côté du cœur branchial, des lacunes veineuses finement ramifiées pénètrent entre les cæcums glandulaires. Enfin, les espaces existant entre ces cæcums et les lacunes sont comblés par un tissu conjonctif, d'aspect lymphoïde, qui renferme de nombreuses cellules plus grosses que les amibocytes et se multipliant fréquemment par mitose (**Faussek**). Est-ce un tissu conjonctif banal, ou a-t-il une valeur spéciale? En attendant de nouvelles études sur ce sujet, je ferai remarquer que la constitution de cet appendice du cœur branchial est identique à celle de la glande néphridienne des Gastéropodes Prosobranches; il est probable que le tissu lymphoïde interposé entre les canalicules rénaux a le même rôle dans les deux cas.

Chez les Dibranches, il existe en dessous des branchies, dans la région où elles s'attachent à la paroi de la cavité palléale, un organe très volumineux, la *glande branchiale*. Cette glande est formée par l'accumulation de grandes cellules à contours anguleux, très différentes des amibocytes, et laissant entre elles des espaces où circule le sang d'un riche réseau lacunaire (**Joubin**, 85). Elle paraît manquer chez *Spirula* (**Huxley** et **Pelseneer**, 95), et probablement chez le Nautile; chez ce dernier, elle serait représentée, d'après **Joubin** (90), par quelques amas cellulaires qui longent la base des branchies, en dessous du vaisseau veineux afférent. — Cette « rate » ou « glande branchiale » n'est sûrement pas un organe globuligène, non plus qu'un organe phagocytaire; **Kowalevsky** (94) croit qu'elle pourrait bien être pour la branchie un simple support plus ou moins analogue à du cartilage; ce serait bien extraordinaire. Il vaut mieux avouer que nous ignorons totalement la signification de cet organe.

Échinodermes.

I. *Astérides*. — Les amibocytes des Astéries possèdent une propriété exceptionnelle; ils concourent, avec d'ailleurs d'autres

éléments, à l'élimination des produits solubles injectés dans le cœlome (notamment carminate d'ammoniaque); en d'autres termes, ils se comportent comme des cellules rénales errantes. Ils sont également capables de phagocyter les produits solides; ils ont une réaction acide et un haut pouvoir digestif pour les albuminoïdes et peut-être même pour les corps gras (**Chapeaux**, 93). — Quand les amibocytes sont remplis de produits d'excrétion, normaux ou artificiels, ils émigrent au dehors de l'animal, en passant par paquets à travers la paroi mince des branchies tubuleuses qui couvrent la surface du corps (**Durham**, 91). Comme corollaire à cette dépense continuelle d'amibocytes, il doit y avoir une régénération active, mais on ignore comment elle s'opère.

Les Astéries possèdent un organe lymphoïde très curieux connu depuis longtemps sous le nom de *glande ovoïde* : c'est une glande allongée, colorée en brun, à structure lymphoïde typique, qui s'est constituée sur le trajet du système lacunaire; elle est enfermée dans un sinus (sinus glandulaire) qui l'isole du cœlome, de telle sorte que le liquide cœlomique ne peut venir à son contact que par un trajet compliqué ou par imbibition. Ses rapports avec les lacunes sont complexes : les lacunes absorbantes de l'intestin aboutissent à deux masses beaucoup plus lymphoïdes que lacunaires (*prolongements cœlomiques de la glande ovoïde*), qui vont se fusionner avec l'extrémité aborale de l'organe; d'autre part, la glande ovoïde émet des lacunes par ses deux bouts, d'un côté vers la face aborale du corps, de l'autre vers la face orale. Il n'y a pas de ligne de démarcation bien nette entre le tissu lymphoïde et les lacunes; dans ces dernières, les cellules deviennent simplement beaucoup moins nombreuses et le réticulum conjonctif beaucoup plus lâche.

Cette glande ovoïde et ses prolongements n'ont pas une fonction globuligène, comme je l'ai cru longtemps, car on n'y voit jamais de mitoses; ils n'ont pas non plus un rôle phagocytaire, les amibocytes libres suffisant amplement à la tâche : ce sont des organes lympho-rénaux. Quand on injecte dans le cœlome du carminate d'ammoniaque parfaitement

dissous [1], ce carminate est éliminé par divers épithéliums [2], par les amibocytes libres, comme je l'ai dit plus haut, et enfin par les cellules de la glande ovoïde qui se remplissent de fins grains rouges; lorsque ces cellules sont bourrées de produits de déchet, il est probable qu'elles sont phagocytées ou éliminées de l'organe par un procédé quelconque, car la glande ovoïde ne paraît pas être un rein d'accumulation.

II. *Ophiurides.* — Les Ophiures ont une glande ovoïde comme celle des Astéries, interposée aussi sur le trajet du système lacunaire; il est probable qu'elle a un rôle analogue.

Chez l'*Ophiactis virens* Sars, le système ambulacraire renferme des amibocytes, comme d'ordinaire, et des hématies à hémoglobine (**Fœttinger**) dépourvues de noyau comme celles des Mammifères; on ne sait pas où elles se forment (vésicules de Poli?).

III. *Echinides.* — Les amibocytes des Oursins, comme ceux des Étoiles de mer, ont une réaction acide, un pouvoir phagocytaire très développé, et la même propriété excrétrice; ils éliminent aussi le carminate d'ammoniaque dissous dans le cœlome. On ne connaît pas leur mode de remplacement. — Chez tous les Echinides examinés (*Strongylocentrotus lividus* Brdt, *Echinus acutus* Lam. et *microtuberculatus* Blainv., *Sphærechinus granularis* Ag., *Cidaris papillata* Leske, *Spatangus purpureus* Leske), j'ai trouvé dans le cœlome de très nombreux globules vibratiles à long flagellum, qui bousculent sur leur passage les cellules flottantes; **Cattaneo** (91) ne croit pas que ces organites appartiennent en propre à l'Oursin, comme on l'a pensé jusqu'ici; pour lui, ce sont des Monades parasites. Le fait est qu'ils ressemblent beaucoup à des Flagellés du genre *Oikomonas.*

La glande ovoïde est placée comme chez les Astéries sur le trajet de lacunes nourricières, mais au lieu d'être enfermée

1. J'insiste sur ce mot de *parfaitement dissous*: j'ai pris toutes les précautions pour que le carminate injecté ne se précipite pas en arrivant dans le cœlome, afin d'être certain que les amibocytes éliminent bien cette couleur à l'état dissous, à la manière de cellules excrétrices, et non à l'état solide à titre de phagocytes.

2. Epithélium péritonéal du cœlome et des sinus qui en dépendent, épithélium interne des cavités ambulacraires et des organes annexes (vésicules de Poli et corps de Tiedemann).

dans un sinus plus ou moins perméable, elle est largement baignée par le liquide cœlomique. L'anneau lacunaire oral porte aussi des différenciations lymphoïdes : tantôt cinq amas interradiaux (*vésicules spongieuses* des Echinides, de l'*Echinodiscus biforis* A. Ag.), tantôt un anneau spongieux (*Cidaris*, *Peronella*). Glande ovoïde et organes spongieux ont la même structure lymphoïde, et éliminent tous deux le carminate d'ammoniaque (fig. 8), comme **Kowalevsky** (89) l'a reconnu le premier pour la glande ovoïde des Echinides [1]. A l'état normal, les cellules lympho-rénales, globules du sang ou cellules de la glande ovoïde, fabriquent des granules jaunes et de petits cristaux cubiques, qui s'accumulent peu à peu dans l'organisme; les vieux individus en sont quelquefois littéralement bourrés (mésentère, glande ovoïde, trame conjonctive du test); il est cependant probable qu'une partie de ces déchets, capturés par les phagocytes, peut s'échapper au dehors par diapédèse de ces derniers, soit à travers le test, soit à travers l'épithélium intestinal.

IV. *Crinoïdes.* — Sur le trajet des plexus lacunaires qui entourent l'œsophage, il existe des différenciations lymphoïdes, tout à fait analogues à celles qui se trouvent au même endroit chez les Oursins.

Je mentionne pour mémoire l'*organe axial*, qui est formé de tubes creux anastomosés et contournés en tous sens, et tapissés d'un épithélium bien défini; il n'a donc pas une structure lymphoïde, mais il est possible qu'il joue un rôle analogue à celui de la glande ovoïde des Astéries et des Oursins.

V. *Holothurides.* — Les amibocytes sont comme plus haut des phagocytes actifs, à réaction acide; ils participent très probablement à l'excrétion (élimination de la fuchsine S injectée dans le cœlome); l'émigration des cellules chargées de déchets a lieu surtout à travers la paroi mince des organes arborescents (**Schultz**). — Chez quelques espèces, le liquide cœlomique et ambulacraire renferme des hématies colorées en rouge vraisem-

1. Comme chez les Astéries, les épithéliums de revêtement des cavités cœlomique et ambulacraire participent aussi à l'élimination du carminate.

blablement par de l'hémoglobine (*Trochostoma Thomsoni* Dan. Kor., *Cucumaria Planci* Brdt, *Lefevrii* Th. Barr., *canescens* Semp., *Thyone gemmata* Pourt., *inermis* Hell., *roscovita* Hér.).

Les organes lymphoïdes ne sont pas aussi constants que chez les types précédents; j'en connais seulement deux exemples certains : chez *Cucumaria Planci* Brdt, la lacune marginale externe qui vient de l'intestin se transforme, un peu avant de déboucher dans l'anneau lacunaire oral, en organe lymphoïde compact; chez *Holothuria impatiens* Gm., c'est l'anneau lacunaire oral tout entier qui devient anneau spongieux. Des expériences manquent encore pour décider du rôle lympho-rénal ou globuligène de ces agglomérations cellulaires.

(*Voir pour détails anatomiques et bibliographiques*, **Cuénot**, 91 bis.)

Entéropneustes.

Le liquide des cavités cœlomiques renferme de nombreux amibocytes, capables de phagocytose. D'après **Spengel** (93), ils pourraient bien provenir des cellules péritonéales, notamment de celles qui revêtent les troncs vasculaires médians; dans plusieurs de ses figures, les cellules péritonéales en question ne ressemblent pourtant guère à des amibocytes ; elles ont bien plutôt un aspect glandulaire.

On ne connaît pas d'organes lymphoïdes chez les Entéropneustes : la glande de la trompe (*Eichelglomerulus* de **Spengel**), à laquelle **Bateson** et **Kœhler** avaient attribué une structure lymphoïde, est constituée d'après **Spengel** sur un plan tout différent : c'est un réseau admirable de lacunes dont les parois sont revêtues d'un épithélium péritonéal.

Tuniciers.

Le liquide cœlomique renferme de nombreux globules, de forme et de structure très variées, parmi lesquels on peut reconnaître des amibocytes typiques, capables de phagocytose; on sait que ces phagocytes émigrent dans tous les tissus de l'Ascidie et notamment dans sa cuticule cellulosique (voir notam-

ment **Kowalevsky**, 92). On ne sait rien de certain sur la filiation des globules, non plus que sur leur reproduction.

Il n'y a pas d'organe lymphoïde connu chez les Tuniciers.

Vue d'ensemble et résumé général.

Malgré l'état plus que fragmentaire de nos connaissances, je tenterai cependant de donner une vue d'ensemble du sujet que je viens d'analyser dans les pages précédentes.

Globules sanguins. — Les liquides cœlomique et vasculaire tiennent en suspension des éléments figurés parmi lesquels on peut reconnaître deux types bien nets : 1° des cellules, constantes dans tout le règne animal, caractérisées par leurs mouvements amiboïdes, que j'ai réunies sous le nom d'*amibocytes* ; 2° des cellules qui n'existent que dans quelques groupes (Vertébrés, Néoméniens, Sipunculiens, Némertiens) ou chez certaines espèces isolées, qui sont les *hématies* ; elles sont dépourvues de mouvements amiboïdes, et sont généralement colorées par des albuminoïdes respiratoires (hémoglobine, hémérythrine). Dans un certain nombre de cas, on rencontre encore dans les liquides internes des éléments flottants qui ne sont ni des amibocytes ni des hématies typiques, et dont la forme est aussi variée que le rôle : par exemple, les urnes ciliées et les vésicules géantes des Sipunculiens, les mucocytes et les éléocytes de certains Oligochètes (*Allolobophora*), les cellules vésiculeuses de quelques Tuniciers, les ballons des Pantopodes [1], etc.

On n'a encore qu'une idée très imparfaite des fonctions multiples des amibocytes, mais quelques-unes sont connues cependant d'une façon certaine : 1° *propriété phagocytaire*, qui paraît absolument générale dans tout le règne animal ; 2° *propriété excrétrice*, qui en fait des sortes de cellules rénales flottantes, capables de retirer du milieu intérieur des produits de désassimilation dissous et de les accumuler dans leur protoplasma ; je n'en connais que trois exemples : amibocytes des Échinodermes et des Bryozoaires et amibocytes vasculaires des Oligo-

1. Voir pour détails sur ces éléments exceptionnels : **Cuénot** (91, 97).

chètes; 3° *fabrication de grains acidophiles et basophiles*, qui naissent peu à peu dans le protoplasma et s'y accumulent, pour entrer plus tard en dégénérescence et se dissoudre sans doute dans le plasma ambiant; on ne sait à peu près rien sur la signification de ces grains, dont les caractères microchimiques varient un peu d'un groupe à l'autre, mais ils doivent avoir un rôle important, car ils sont très fréquents dans le règne animal : il y a sûrement des grains acidophiles (éosinophiles, oxyphiles ou safranophiles des auteurs) chez les Vertébrés, Crustacés, Arachnides, Insectes, Oligochètes, Sipunculiens, Lamellibranches, Prosobranches, etc., tandis qu'il y a bien peu de groupes dont les amibocytes soient dépourvus de grains (Gastéropodes Pulmonés). Les grains basophiles sont beaucoup plus rares que les précédents, et on ne peut guère en citer que chez des Vertébrés et Sipunculiens.

A l'étude des globules sanguins se rattache étroitement celle des organes lymphoïdes : j'entends par organes lymphoïdes des accumulations fixes et définies de cellules qui participent aux mêmes fonctions que les amibocytes, qui leur sont supplémentaires pour ainsi dire; ces organes sont presque toujours bâtis sur un plan commun : ils sont formés d'un réseau conjonctif plus ou moins développé qui enferme en ses mailles une quantité de cellules ressemblant par leur structure aux amibocytes libres. Il est tout naturel de les classer suivant les fonctions qu'ils remplissent.

Remplacement des globules. — Les amibocytes peuvent se reproduire de deux façons différentes : 1° les jeunes globules libres dans le sang circulant se divisent par mitose et amitose (l'un des deux procédés étant plus ou moins prédominant suivant les types); ce sont des amibocytes germinatifs, qui semblent en général n'avoir que cette fonction (fig. 6); c'est le cas des Orthoptères, des Aranéides et Scorpionides, des Oligochètes, des Lamellibranches et de la Paludine; 2° il existe un *organe globuligène* (fig. 7), dont les cellules se divisent par mitose et se détachent ensuite de l'organe pour devenir libres dans le sang, où parfois elles peuvent encore se diviser un petit nombre de fois; les cellules germinatives sont concentrées dans un

organe défini; ce n'est qu'une différence purement morphologique avec le premier mode. On connaît actuellement des organes globuligènes chez les Crustacés Décapodes (organe sus-stomacal), les Térébelliens (amas juxta-néphridiens), les Céphalopodes (corps blanc), les Vertébrés (ganglions lymphatiques et follicules clos, moelle des os, corpuscules de Malpighi de la rate, etc.).

Quant aux hématies, leur origine n'est connue d'une façon certaine que chez les Vertébrés; elles dérivent des érythroblastes fixes renfermés dans divers organes (capillaires du foie des larves de Batraciens et des embryons de Mammifères, pulpe de la rate des Vertébrés inférieurs et des embryons de Mammifères, moelle des os).

Phagocytose. — Les amibocytes, dans la première période de leur existence, sont des phagocytes actifs, capables de dissoudre les albuminoïdes ingérés, à réaction acide, rarement neutre. Souvent les amibocytes libres sont les seuls phagocytes de l'organisme : c'est le cas de beaucoup d'Insectes, des Aranéides, des Crustacés Décapodes, Isopodes et Amphipodes, des Gastéropodes Pulmonés et des Lamellibranches, des Échinodermes. Parfois il existe en surplus des *organes phagocytaires*, dont les cellules fixes ont aussi le pouvoir de capturer les produits solides et de les digérer s'il y a lieu (fig. 1, 2, 3, 4). C'est le cas des Grillons, des Acridiens et des Forficules parmi les Insectes (organes du septum péricardial), des Chilopodes (glomérules des vaisseaux), des Scorpionides (organe sus-nervien), de divers Polychètes (organes dorsaux des *Nereis*, néphridies des Sédentaires), des Oligochètes (organes septaux des *Pericheta*, néphridies), des Hirudinées (filtre des pavillons néphridiens), des Sipunculiens (néphridies), de plusieurs Gastéropodes (organe aortique des Doridiens, Pleurobranchiens et Bulléens; oreillette de *Paludina*) et enfin des Vertébrés (organes hématopoiétiques en général).

Excrétion. — Chez les Échinodermes, les amibocytes sont à la fois des phagocytes et des cellules excrétrices flottantes; des organes lymphoïdes volumineux (glande ovoïde des Astéries et des Oursins, vésicules spongieuses des Oursins, etc.) ont la

même propriété excrétrice, et leurs cellules composantes éliminent, concurremment avec les amibocytes libres, le carminate d'ammoniaque dissous injecté dans le cœlome (fig. 8). C'est jusqu'ici le seul exemple connu d'une façon certaine. L'*organe lympho-rénal* ne diffère en somme des organes excréteurs clos (tels que les cellules péricardiales des Insectes, les troncs acides des Chilopodes, les reins branchiaux ou glandes coxales des Crustacés, etc.), que parce qu'il a une structure lymphoïde et que ses cellules sont semblables aux amibocytes, au double point de vue morphologique et physiologique.

Fabrication de grains acidophiles. — Il est très général que les amibocytes libres fabriquent des grains acidophiles, comme je l'ai rappelé plus haut; cette fabrication de grains paraît aussi avoir lieu simultanément dans certains organes lymphoïdes. Ainsi, dans la moelle des os de la Grenouille, des Oiseaux et des Mammifères, parmi les leucoblastes (jeunes amibocytes) qui y forment des amas plus ou moins volumineux, on rencontre des éléments fixes, capables de mitose, qui sont remplis de grains acidophiles; ces cellules à grains sont beaucoup trop nombreuses pour provenir du sang en circulation, et d'ailleurs **Müller** affirme qu'elles diffèrent par plusieurs caractères des cellules acidophiles libres; elles doivent donc se former sur place, sans doute aux dépens des leucoblastes de la moelle, par une évolution tout à fait parallèle à celle des amibocytes libres; il est probable qu'elles restent fixées dans la moelle, et ne passent pas dans le sang, sauf dans des cas exceptionnels (leucémie, voir **Müller**, 91). — Le tissu lymphoïde qui entoure le foie des larves de Batraciens renferme aussi beaucoup de cellules à gros grains acidophiles, capables également de mitoser (voir **van der Stricht**, 92). Par contre il y a peu de cellules à grains dans la rate et les ganglions mésentériques, et il est possible que celles qu'on y trouve proviennent simplement du sang et ne se forment pas dans les organes en question.

Parmi les Invertébrés, l'organe sus-nervien des Scorpionides possède des propriétés semblables à celles de la moelle des os; les cellules de l'organe, capables de se reproduire par mitose,

évoluent aussi sur place en cellules à gros grains acidophiles, identiques à celles que l'on rencontre abondamment dans le liquide cœlomique (fig. 5).

Organes lymphoïdes spécialisés et complets. — Les organes lymphoïdes offrent divers degrés de complexité : les uns, que j'appellerai *spécialisés*, remplissent une unique fonction et ont par suite une structure très simple et très claire : ainsi l'organe globuligène des Crustacés Décapodes est composé uniquement de cellules toutes semblables qui se divisent par mitose pour donner de nouveaux globules : elles sont incapables de phagocyter des corps étrangers et ne fabriquent pas de grains acidophiles ; de même l'organe phagocytaire des Orthoptères est uniquement voué à la phagocytose : il est formé de très nombreux phagocytes et de quelques cellules germinatives, non phagocytaires, qui se divisent par mitose pour remplacer les phagocytes usés par leur fonctionnement : mais il ne fabrique pas de grains et ne produit pas de nouveaux globules libres.

Les organes dits *complets*, au contraire, cumulent tout ou partie des fonctions multiples dévolues aux globules sanguins, et leur structure est naturellement beaucoup plus compliquée : le type d'un organe complet est par exemple la moelle des os des Vertébrés : elle est globuligène, puisqu'elle donne naissance à des amibocytes et à des hématies libres aux dépens de ses leucoblastes et érythroblastes, dont les divisions mitotiques se multiplient à la suite de saignées ; elle est phagocytaire (par ses cellules géantes et ses amibocytes mono- et polynucléaires), car on a constaté que l'encre de Chine et les bactéries injectées dans le sang sont arrêtées et absorbées par les cellules médullaires (voir **Wyssokowitsch**, 86; **Malvoz**, 88, etc.); enfin elle fabrique des grains acidophiles, comme nous l'avons vu plus haut. La rate des Vertébrés, globuligène et phagocytaire (voir **Bardach**, 89), l'organe sus-nervien des Scorpions, phagocytaire et fabriquant des grains acidophiles, sont aussi des exemples d'organes lymphoïdes complets.

Index bibliographique.

87. Apáthy. — Studien über die Histologie der Najaden. *Biol. Centralbl.*, T. 7, n° 20, p. 621.
89. Bardach. — Recherches sur le rôle de la rate dans les maladies infectieuses. *Ann. Inst. Past.*, T. 3, p. 577.
95. Beddard. — A monograph of the order of Oligochaeta. Oxford.
90. Bernard. — Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes Prosobranches. *Ann. Sc. Nat.* (7), T. 9, p. 89.
91. Bolsius. — Les organes ciliés des Hirudinées. *La Cellule*, T. 7, 2e fasc., p. 291.
95. Bruyne (de). — Contribution à l'étude de la phagocytose. *Arch. Biol.*, T. 14, p. 161.
95. Bürger. — Die Nemertinen. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel.*
96. Carazzi. — Contributo all'istologia e alla fisiologia dei Lamellibranchi. *Mitth. Zool. St. Neapel*, T. 12, p. 381.
91. Cattaneo. — Gli amebociti dei Cefalopodi e loro confronto con quelli d'altri Invertebrati. *Atti R. Univ. di Genova.*
93. Chapeaux. — Sur la nutrition des Échinodermes. *Bull. Acad. R. de Belgique* (3), T. 26, p. 227.
75. Claus. — Ueber die Entwicklung, Organisation und systematische Stellung der Arguliden. *Zeits. für wiss. Zool.*, T. 25, p. 217.
91. Cuénot. — Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale (Invertébrés). *Arch. Zool. exp.* (2), T. 9, p. 13.
91 *bis*. — Etudes morphologiques sur les Echinodermes. *Arch. Biol.*, T. 11, p. 313.
92. — Etudes physiologiques sur les Gastéropodes Pulmonés. *Arch. Biol.*, T. 12, p. 683.
93. — Etudes physiologiques sur les Crustacés Décapodes. *Arch. Biol.*, T. 13, p. 245.
95. — Etudes physiologiques sur les Orthoptères. *Arch. Biol.*, T. 14, p. 293.
96. — Remplacement des amibocytes et organe phagocytaire chez la *Paludina vivipara* L. *C. R. Acad. Sc. Paris*, T. 123, p. 1078.
97. — Etudes physiologiques sur les Oligochètes. *Arch. Biol.*, T. 15, p. 91.
96. Duboscq. — La terminaison des vaisseaux et les corpuscules de Kowalevsky chez les Scolopendrides. *Zool. Anz.*, T. 19, n° 512, p. 391.
91. Durham. — On wandering cells in Echinoderms, etc., more especially with regard to excretory functions. *Quart. Journ. micr. Sc.*, T. 33, p. 81.
87. Eisig. — Die Capitelliden. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel.*
93. Faussek. — Über den sogenannten « weissen Körper », etc. *Mém. Acad. Imp. Sc. St.-Pétersbourg* (7), T. 41, n° 9.
91. Griesbach. — Beiträge zur Histologie des Blutes. *Arch. für mikr. Anat.*, T. 37, p. 22.
93. Gruvel. — Contribution à l'étude des Cirrhipèdes. *Arch. Zool. exp.* (3), T. 1, p. 401.
96. Gulland. — On the granular leucocytes. *Journ. of Physiology*, T. 19, p. 385.
95. Hardy et Wesbrook. — The wandering cells of the alimentary canal. *Journ. of Physiology*, T. 18, p. 490.
91. Harmer. — On the nature of the excretory processes in marine Polyzoa. *Quart. Journ. micr. Sc.*, T. 33, p. 123.
95. Hecht. — Contribution à l'étude des Nudibranches. *Mém. Soc. Zool. de France*, T. 8, p. 539.
95. Huxley et Pelseneer. — Observations sur Spirula. *Bull. Sc. France et Belgique*, T. 26, p. 1.
85. Joubin. — Structure et développement de la branchie de quelques Céphalopodes des côtes de France. *Arch. Zool. exp.* (2), T. 3, p. 75.
90. — Recherches sur l'appareil respiratoire des Nautiles. *Revue Biol. Lille*, T. 2, p. 409.

90 *bis*. — Recherches sur les Turbellariés des côtes de France (Némertes). *Arch. Zool. exp.* (2), T. 8, p. 461.
93. Knoll. — Über die Blutkörperchen bei wirbellosen Thieren. *Sitzb. kais. Akad. der Wiss. Wien*. T. 102. Abth. III, p. 440.
89. Kowalevsky. — Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. *Biol. Centralb.*, T. 9, p. 33.
90. — Sur la rate des Mollusques. *Mém. Soc. Natural. de la Nouv. Russie*. T. 15, p. 9.
92. — Einige Beiträge zur Bildung des Mantels der Ascidien. *Mém. Acad. Imp. Sc. St.-Pétersbourg* (7), T. 38, n° 10.
93. — Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. *Trav. Congrès Int. de Zoologie, Moscou*, 1re partie. p. 187.
94. — Etudes expérimentales sur les glandes lymphatiques des Invertébrés. *Bull. Acad. Imp. Sc. St.-Pétersbourg*, T. 13, p. 437.
95. — Etudes des glandes lymphatiques de quelques Myriapodes. *Arch. Zool. exp.* (3), T. 3, p. 591.
95 *bis*. — Une nouvelle glande lymphatique chez le Scorpion d'Europe. *C. R. Acad. Sc. Paris*, T. 121, p. 106.
96. — Sur les glandes lymphatiques des *Nereis cultrifera* et *Halla parthenopeia*. *Bull. Acad. Imp. Sc. St.-Pétersbourg*, T. 3, n° 2, p. 127. — Sur les glandes lymphatiques des Néréides. *C. R. Congrès Int. de Zoologie, Leyde*, p. 526.
96 *bis*. — Etudes biologiques sur quelques Hirudinées. *C. R. Acad. Sc. Paris*, T. 122, p. 165 ; *C. R. Congrès Int. de Zoologie, Leyde*, p. 484.
85. Kükenthal. — Ueber die lymphoiden Zellen der Anneliden. *Jen. Zeit. für Naturw.*, T. 18, p. 319.
95. Mackim. — Ueber den nephridialen Trichterapparat von Hirudo. *Zeit. für wiss. Zool.*, T. 59, p. 147.
93. Malaquin. — Recherches sur les Syllidiens. *Mém. Soc. Sciences de Lille*.
88. Malvoz. — Sur la transmission intraplacentaire des microorganismes. *Ann. Inst. Pasteur*, T. 2, p. 121.
96. Martynov. — Biologische Untersuchungen an Isopoden. *Mém. Acad. Imp. Sc. Saint-Pétersbourg* (8). T. 3.
93. Mazzarelli. — Monografia delle Aplysiidæ del golfo di Napoli. *Mém. Soc. Ital. Sc.* (3). T. 9, n° 4.
92. Metchnikoff. — Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation. Paris.
87. Meyer. — Studien über den Körperbau der Anneliden. *Mitth. Zool. St. Neapel*, T. 7, p. 592.
88. Michaelsen. — Beiträge zur Kenntnis der deutschen Enchytraeidfauna. *Arch. für mikr. Anat.*, T. 31, p. 483.
95. Moore. — The anatomy of *Bdellodrilus illuminatus*, an american Discodrilide. *Journ. of Morph.*, T. 10, p. 497.
91. Müller (H. F.) — Zur Leukämie-Frage. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Zellen und Zelltheilungen des Knochenmarks. *Deutsch. Archiv. für klin. Med.*, T. 48, p. 47.
94. Oka. — Beiträge zur Anatomie der Clepsine. *Zeit. für wiss. Zool.*, T. 58, p. 79.
95. Owsjannikow. — Ueber Blutkörperchen. *Bull. Acad. Imp. Sc. St.-Pétersbourg* (5), T. 2. n° 5, p. 365.
94. Pelseneer. — Recherches sur divers Opisthobranches. *Mém. cour. Acad. R. Sc. Belgique*, T. 53.
89. Perrier (R.). — Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes Prosobranches. *Ann. Sc. Nat.* (7), T. 8, p. 61.
94. Racovitza — Sur les amibocytes, l'ovogenèse et la ponte chez la *Micronereis variegata* Claparède. *C. R. Acad. Sc. Paris*, T. 118, p. 153.
95. Rath (vom). — Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra mediterranea*, etc. *Zeit. für wiss. Zool.*, T. 60, p. 1.
86. Rietsch. — Etude sur les Géphyriens armés ou Echiuriens. *Rec. Zool. Suisse*, T. 3, p. 313.
94. Saint-Hilaire. — La fonction phagocytaire des vaisseaux hépatiques de l'Ecrevisse. *Revue Sc. Nat. St. Pétersbourg*, T. 4, p. 347.

94. Schaeppi. — Das Chloragogen von *Ophelia radiata*. *Jen. Zeit. für Naturw.*, T. 28, p. 247.
87. Scharff. — On *Ctenodrilus parvulus*. *Quart. Journ. micr. Sc.*, T. 27, p. 591.
83. Schneider (A.). — Das Ei und seine Befruchtung. Breslau.
96. Schneider (G.). — Über phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten. *Zeit. für wiss. Zool.*, T. 61, p. 363.
96 *bis*. — Ueber die Segmentalorgane und den Herzkörper einiger Polychæten. *Trav. Soc. imp. Natural. St-Pétersbourg*, T. 27, p. 145.
95. Schultz. — Ueber den Process der Excretion bei den Holothurien. *Biol. Centralb.*, T. 15, p. 390.
93. Spengel. — Die Enteropneusten. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel.*
92. Stricht (van der). — Nouvelles recherches sur la genèse des globules rouges et des globules blancs du sang. *Arch. Biol.*, T. 12, p. 199.
94. Thiele. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Amphineuren. *Zeit. für wiss. Zool.*, T. 58, p. 222.
88. Voigt. — Beiträge zur feineren Anatomie und Histologie von *Branchiobdella varians*. *Arb. Zool. Inst. Würzburg*, T. 8, p. 102.
96. Voinov. — Les néphridies de *Branchiobdella varians* (*V. Astaci*). *Mém. Soc. Zool. de France*, T. 9, p. 363.
92. Wirén. — Studien über die Solenogastren. *Kongl. Svenska Vet. Akad. Handlingar*, T. 25, n° 6.
86. Wyssokowitsch. — Ueber die Schicksale der in's Blut injicirten Mikroorganismen im Körper der Warmblüter. *Zeit. für Hygiene*, T. 2, p. 3.

Explication de la planche X.

Fig. 1 et 2. — Orthoptères ouverts par la face ventrale et dessinés d'après nature, après injection préalable d'encre de Chine broyée dans du carminate d'ammoniaque; les organes phagocytaires, bourrés d'encre de Chine, sont d'un noir intense; les cellules péricardiales (organe excréteur) ont éliminé le carminate et se sont colorées en rouge.

Fig. 1. — *Gryllotalpa vulgaris* Latr. ♀, un jour après injection cœlomique d'encre de Chine et de carminate d'ammoniaque : t_1, t_2, t_3, pro-, méso- et métathorax; a_1, a_8, premier et huitième segments abdominaux. Gr. nat.

Fig. 2. — *Acridium ægyptium* L. ♂, trois jours après injection cœlomique d'encre de Chine et de carminate d'ammoniaque : t, thorax; a_1, premier segment abdominal portant les organes auditifs; a_8, huitième segment abdominal; × 1, 5.

Fig. 3. — Cœur de *Paludina vivipara* L., deux jours après injection cœlomique d'encre de Chine : o, oreillette vivement colorée en noir par l'encre absorbée; v, ventricule; × 7, 5.

Fig. 4. — *Buthus occitanus* Amour., ouvert par la face dorsale, un jour après injection cœlomique d'encre de Chine; l'organe sus-nervien qui longe la chaîne nerveuse est vivement coloré en noir par l'encre absorbée; × 2.

Fig. 5. — Eléments de l'organe sus-nervien de *Buthus occitanus*, un jour après injection cœlomique d'encre de Chine : a, cellules phagocytaires

renfermant de l'encre; *b*, cellule à grains acidophiles (colorés dans cette préparation par la safranine). Dans une coupe fixée au liquide de Flemming; × 1420.

FIG. 6. — Renouvellement des amibocytes par division des jeunes cellules libres (amibocytes germinatifs). Sang d'*Araneus diadematus* Clerck fixé immédiatement au sortir du corps par le sublimé; × 1420.

FIG. 7. — Organe globuligène (corps blanc) d'*Eledone Aldrovandi* Raf., mis à découvert par section de l'orbite : *a*, paroi externe de l'œil; *b*, corps blanc; × 2.

FIG. 8. — Eléments d'un organe lympho-rénal (glande ovoïde de *Strongylocentrotus lividus* Brdt), cinq jours après injection cœlomique de carminate d'ammoniaque; les cellules ont absorbé le carminate (grains rouges) : *a*, réseau conjonctif alvéolaire; *b*, cellules jeunes; *c*, cellule ayant accumulé beaucoup de produits d'excrétion. Dans une coupe fixée au sublimé acétique; × 1420.

NOTE

SUR LA

PRODUCTION EXPÉRIMENTALE DE TÉRATOMES

Par M. CH. FÉRÉ

Médecin de Bicêtre.

L'histoire des greffes cutanées et des greffes périostiques a montré depuis longtemps que des tissus transplantés peuvent continuer à vivre et à se développer. La survie et l'évolution ultérieure peuvent même s'observer lorsque les tissus sont transplantés dans une région où on ne les rencontre pas normalement.

On était autorisé à penser que les greffes avaient d'autant plus de chances de succès qu'elles étaient faites avec des tissus moins avancés en évolution.

Zahn [1] avait montré l'aptitude particulière du cartilage fœtal à la survie, et la possibilité de sa prolifération.

Dans le but de vérifier la théorie de **Cohnheim** qui fait venir les tumeurs d'îlots de cellules embryonnaires persistantes, **Leopold** [2] a entrepris des expériences qui consistaient à greffer sur des Lapins des embryons de même espèce de deux centimètres et demi ou plus. Il a obtenu soit la résorption totale, soit des réactions inflammatoires, soit un développement de tissu

1. Zahn, Sur le sort des tissus implantés dans l'organisme. *Congrès périod. intern. des sc. méd.*, Genève, p. 658, 1877.

2. G. Léopold, Exper. Unters. über das Schicksal implantirter Fœten (*Arch. f. Gynæk.*, Bd XVIII, H. I, p. 53, 1881). — Exp. Untersuch. über d. Ætiologie des Geschwulste. *Arch. f. Path. Anat.*, LXXXV, H. II, p. 283, 1881.

cartilagineux. Dans quelques cas le cartilage fœtal a constitué des tumeurs assez volumineuses, et des tumeurs secondaires se sont développées à distance.

Dans toutes les expériences de ce genre qui ont été faites par divers expérimentateurs et par moi-même, que l'implantation ait été faite dans les muscles, dans le tissu cellulaire, dans la chambre antérieure de l'œil, dans le péritoine, on peut voir que les tissus qui continuent le plus volontiers à évoluer sont en effet les tissus les moins avancés en évolution, les couches profondes du périoste, la moelle osseuse jeune, le cartilage fœtal. Mais, en somme, on n'avait vu se développer que des greffes d'éléments déjà différenciés.

Il en était de même dans les expériences de **Masse** [1] qui, à l'aide de greffes de peau, de conjonctive, de cornée obtenait des kystes et des tumeurs perlées de l'iris, etc. Comme le fait justement remarquer **Pilliet**, ces expériences ne peuvent que confirmer la théorie des kystes dermoïdes [2].

J'ai pensé qu'en implantant des tissus embryonnaires non différenciés on pourrait obtenir des développements plus variés et peut-être observer des faits capables de jeter quelque jour sur la question de l'origine embryonnaire de quelques tumeurs et sur leur nature tératologique.

Au mois de novembre 1894, j'ai commencé une série d'expériences consistant à introduire sous la peau de jeunes Poulets des embryons de Poulet de soixante-douze heures de développement, puis des embryons plus jeunes. Les premières expériences faites avec des embryons de soixante-douze heures ont été suivies de résorption complète et rapide, tandis que les premières greffes d'embryons plus jeunes, faites comme les précédentes avec la zone vasculaire ou la zone claire suivant le cas donnèrent lieu à quelques gonflements à partir du troisième ou quatrième jour. Depuis j'ai expérimenté de préférence avec des embryons de vingt-quatre à quarante-huit heures au plus, non

1. Masse, Des greffes. *Montpellier médical*. 1881. — Origine des kystes dermoïdes, formation de certaines tumeurs par transplantation organique. *Congrès français de Chirurgie*. 1885. p. 511.

2. A. Pilliet. Tumeurs expérimentales. *Revue de Chirurgie*, 1888, p. 141.

encore retournés; des embryons plus avancés peuvent subir une évolution ultérieure, mais il était plus avantageux, au point de vue spécial de l'étude actuelle, de prendre des embryons dont les éléments soient le moins différenciés possible.

Ces greffes ont été faites le plus souvent sous la peau de la poitrine, quelquefois sous celle du dos, des aisselles, des ailes, ou dans la crête ou dans les appendices sous-maxillaires, dans le péritoine. L'âge de l'embryon et la date de la greffe ainsi que son siège ont été notés avec soin.

Les quatre Poulets qui ont été soumis d'abord à ces greffes avaient trois mois et demi environ au début des expériences. Ces Poulets étaient nés dans mes étuves; deux provenaient d'œufs intacts, les deux autres d'œufs ayant reçu une injection de 1/20 de centimètre cube d'alcool éthylique. Ces deux derniers étaient des femelles, les deux autres des mâles; les deux femelles étaient plus petites mais normalement conformées et en bonne santé. Les quatre ont reçu chacun onze greffes d'embryons depuis le 10 novembre 1894, jusqu'au 20 janvier 1895. Sur les deux Coqs il ne s'est produit aucune apparence de développement. Sur les deux Poules on a vu se développer, dès les premiers jours qui ont suivi la greffe, des tumeurs qui se sont accrues graduellement. L'une n'avait qu'une tumeur développée dans la région pectorale gauche à un centimètre environ de la saillie médiane du sternum et qui atteignait le volume d'un pois, lorsque j'ai présenté ces animaux à la Société de biologie le 12 janvier 1895; l'autre présentait dans la même région deux tumeurs, une du même volume que la précédente et une autre ayant quinze millimètres de diamètre dans les deux sens à la même époque. La tumeur de la première Poule résultait d'une greffe faite le 20 décembre, celles de la deuxième dataient du 22 décembre et du 14 décembre; ces tumeurs étaient adhérentes à la peau au niveau de la cicatrice de la greffe, mais mobiles sur les tissus sous-jacents.

La grosse tumeur de la seconde Poule a été enlevée par M. **Malassez** le 12 janvier 1895. Ellé était constituée par un tissu sarcomateux d'un gris rosé. M. **Darier** a bien voulu se charger d'en faire des préparations microscopiques. On voit sur chaque

coupe la section de plusieurs noyaux cartilagineux, irréguliers ; sur certains points le tissu cartilagineux est en voie de prolifération. Ces noyaux cartilagineux sont entourés de tissu embryonnaire. Quelques jours plus tard, la première Poule est morte ; sa tumeur, qui a été étudiée par M. **Malassez**, contenait aussi un noyau cartilagineux entouré de tissu embryonnaire.

Ces résultats mettent en lumière que des cellules mésoblastiques qui ne commencent à se différencier qu'à partir du cinquième jour [1], continuent à évoluer, au moins dans quelques circonstances favorables, aux dépens d'éléments transplantés à une période de beaucoup plus précoce.

Trentre-trois embryons n'avaient donné lieu qu'à trois développements. Dans quatre autres cas on avait observé pendant cinq à huit jours une légère tuméfaction qui avait disparu.

Mes expériences avaient été suspendues en raison de la rigueur de la saison qui ne permettait plus de se procurer des embryons en nombre. Mes trois animaux restants ont été examinés souvent dans les différentes régions où avaient été faites les greffes. La petite tumeur de la seconde Poule s'était complètement résorbée, et on n'avait rien vu se reproduire chez elle jusqu'au 15 mars, époque à laquelle on a fait de nouvelles greffes sous les aisselles.

Ayant fait la remarque que c'étaient les deux Poules issues d'œufs alcoolisés qui avaient donné des développements, je voulus essayer des conditions capables de diminuer l'activité nutritive et la phagocytose. Je repris mes trois volatiles pour pratiquer la résection des nerfs d'une aile sur chacun d'eux et faire ensuite des greffes de chaque côté. C'est alors que nous constatâmes, sur la Poule, l'existence de deux tumeurs, situées sur la région pectorale du côté où la grosse tumeur avait été enlevée le 12 janvier, en des endroits où des greffes avaient été faites le 19 et le 26 décembre, mais où on n'avait, dans les explorations antérieures, constaté aucun développement.

De ces deux tumeurs, l'une, qui a le volume d'une lentille, est dure, peu adhérente à la peau et mobile sur les tissus sous-

1. Foster et Balfour, Élém. d'embryologie, 1877, p. 235.

jacents; l'autre a 12 millimètres, dans les deux diamètres, elle est aplatie, semble faire partie de la peau et est entourée d'une zone d'empâtement comme œdémateux qui a complètement disparu lorsque les deux tumeurs ont été enlevées le 19 avril.

Ces tumeurs se sont développées non plus immédiatement après la greffe, mais après une période latente qu'on peut évaluer à sept ou huit semaines : cette circonstance n'est pas sans intérêt. Ces deux tumeurs ont été préparées par mon ancien interne, M. **A. Marie**. La tumeur adhérente à la peau a peu d'intérêt, elle s'est développée aux dépens de la cicatrice et paraît exclusivement constituée par une prolifération des éléments de la peau. Quant à l'autre tumeur, ses coupes reproduisent exactement celles de la tumeur examinée par M. **Darier**, on y voit des noyaux cartilagineux, irréguliers, développés au milieu d'une masse de tissu embryonnaire. Ces noyaux cartilagineux présentent sur certains points des cellules en voie de prolifération; sur d'autres points, on observe la formation d'une capsule au-dessous de laquelle les cellules se rangent en séries.

Ces faits montrent qu'à la suite de l'implantation de blastoderme chez un animal, si le plus souvent on observe une résorption au moins apparente, il peut se faire que, soit immédiatement après l'implantation, soit après un espace de temps assez long pour qu'on ait pu croire à une disparition complète, il se produise un développement de tissu qui n'était pas différencié au moment de l'implantation. Ces résultats expérimentaux méritent d'être rapprochés des faits d'évolution ultérieure de débris d'organes embryonnaires signalés par **Malassez, Tourneux** et **Hermann**, etc. [1].

1. Malassez, Sur l'existence d'amas épithéliaux autour de la racine des dents chez l'homme adulte et à l'état normal. *Arch. de Phys. norm. et path.*, 1885, 3e série, t. V, p. 129. — Sur le rôle des débris épithéliaux paradentaires. *Ibid.*, t. V, p. 309; t. VI, p. 379. — Tourneux et Hermann, Sur la persistance des vestiges médullaires coccygiens pendant toute la période fœtale chez l'homme et sur le rôle de ces vestiges dans la production des tumeurs sacro-coccygiennes congénitales. *Journ. de l'Anat. et de la Phys.*, 1887, t. XXIII, p. 498. — A. Pilliet, Des débris du corps de Wolff et de leur rôle dans la pathogénie des tumeurs. *Tribune méd.*, 1889, v. t. XXXI, p. 24. — Sur quelques débris embryonnaires siégeant dans les annexes utérins. *Bull. Soc. Anat.*, 1896, p. 580. — Roger Williams, The role of « rests » in the origin of tumours. *Brit. med. Journ.*, 1896, t. II, p. 1021. — G. Ricker, Beiträge zur Aetiologie der Uterusgeschwülste. *Arch. für path. Anat. und Phys.*, 1896, Bd CXLII, 2, p. 194.

On peut en conclure que des éléments embryonnaires, restés au milieu de tissus normalement développés, sont susceptibles d'une évolution ultérieure. La théorie de l'origine embryonnaire de certaines tumeurs et la théorie tératologique de l'hérédité des tumeurs et de leurs connexions familiales avec les maladies à prédisposition congénitale trouvent déjà un argument dans ces faits [1].

Mais le tissu cartilagineux n'est pas le seul qui peut se développer en conséquence de ces greffes. A la suite d'une autre série de greffes d'embryons de quarante-huit heures, uniformément nous avons trouvé des formations très diverses où presque tous les tissus sont représentés. Dans les 22 pièces que j'ai remises à M. **A. Marie** [2] on observe des cellules épidermiques formant souvent une capsule autour de la tumeur, des fibres musculaires lisses, des fibres striées, du tissu élastique, du cartilage fœtal, des vaisseaux. Dans les tumeurs qui ont été enlevées cinq jours seulement après la greffe on n'a rencontré que des éléments embryonnaires non différenciés.

Pendant plus d'un an, les différentes tentatives que j'ai faites pour conserver les tumeurs ont échoué : ces greffes de blastodermes présentaient une évolution analogue à celle qu'on a observée à la suite des greffes de tissus normaux ou d'éléments de tumeurs chez des sujets sains. Après une augmentation graduelle, la formation se limite, devient plus distincte des tissus ambiants, quelquefois elle prend une consistance dure, ressemblant à un grain de plomb ou à une petite balle roulant sous la peau, puis elle commence à décroître, et quelquefois la disparition se fait graduellement en une semaine. La plupart des tumeurs livrées à leur évolution spontanée ne persistaient pas plus de six semaines à deux mois. Leur volume ne dépassait guère 15 à 18 millimètres.

1. Ch. Féré. La famille névropathique, théorie tératologique de l'hérédité et de la prédisposition morbides et de la dégénérescence, 1894. — Note sur le sort des blastodermes de poulet implantés dans les tissus d'animaux de la même espèce. *C. R. Soc. de Biol.*, 1895, p. 334. — La famille tératoplasique. *Revue de Chirurgie*, 1895, p. 692. — La parenté morbide des tumeurs. *Journ. des connaissances médicales pratiques*, 1896, p. 455.

2. Auguste Marie, Recherches sur la question du cancer. *Thèse*, 1895, p. 60.

Il était assez intéressant de rechercher les conditions de cette évolution de greffes.

La provenance de l'embryon n'est peut-être pas indifférente. J'ai déjà signalé le résultat d'expériences [1] que j'ai répétées depuis et qui semble indiquer une certaine spécificité de l'embryon à une époque où les différences morphologiques et histologiques sont insaisissables : des embryons de Canard ne se développent pas sur le Poulet ni sur le Pigeon, des embryons de Poulet ne se développent pas non plus sur le Canard ou sur le Pigeon. Il est possible que des différences de race de l'embryon et du sujet greffé ne soient pas sans influence sur l'insuccès.

La région où sont faites ces implantations n'est pas indifférente. Pendant longtemps je n'ai obtenu de développements que dans la région pectorale : mais on peut en obtenir aussi dans la région dorsale, dans les aisselles, sur les ailes, dans les appendices faciaux. J'ai introduit plusieurs centaines d'embryons dans le péritoine sans observer jamais aucun développement.

La section des nerfs des membres antérieurs n'a pas favorisé le développement ni la persistance des greffes. J'ai essayé de dévoyer la phagocytose en insérant sous la peau des fragments de verre à petite distance des formations en évolution, ou j'ai provoqué à leur pourtour une irritation durable avec des pointes de feu; j'ai mis les animaux dans les conditions de développement déplorables : un des Poulets greffés ne pesait que 100 grammes à deux mois. Toutes ces tentatives n'ont eu aucun effet contre la résorption spontanée.

Nous ne connaissons guère d'ailleurs les modifications de la nutrition qui sont les plus aptes à favoriser le développement des tumeurs en réalisant l'extinction de la vitalité des tissus qui serait la condition de la « dissolution histologique [2] » ; les illusions qu'on a pu avoir à ce point de vue se sont évanouies [3].

Cependant on sait bien que le plus souvent les tumeurs,

1. Greffes de blastoderme d'Oiseaux sur des Oiseaux adultes d'autres espèces. *C. R. Soc. de Biol.*, 1896, p. 720.
2. Pitfield Mitchell, The philosophy of tumour disease, 1890, p. 13, 16, 65.
3. Duplay et Savoire, Recherches sur les modifications de la nutrition chez les cancéreux. *C. R.*, t. CXX, 10 juin 1895, p. 1294.

même celles qui ont le plus probablement une origine développementale, se produisent plus volontiers à l'âge adulte ou plus tard, tandis que les jeunes sont relativement exempts.

Au point de vue de l'évolution des greffes de blastodermes, on observe aussi une inaptitude particulière des jeunes; chez les



Fig. 1. — Tumeur kystique développée dans l'appendice sous-maxillaire en conséquence de la greffe d'un embryon de quarante-huit heures (photographie après quatre mois et demi de développement).

jeunes, les greffes prennent moins souvent et elles se résorbent beaucoup plus vite. Ce n'est que depuis que j'ai fait mes expériences sur des animaux adultes que j'obtiens des tumeurs qui persistent. Du reste il semble exister une certaine prédisposition individuelle : tel animal donne constamment des développements, tandis que tel autre, greffé de la même manière et dans les mêmes conditions apparentes, est constamment réfractaire.

Les tumeurs les plus persistantes que j'aie observées proviennent des greffes faites le 29 février 1896 [1], elles ont été montrées à la Société de biologie, le 23 mai et le 4 juillet; d'autres



Fig. 2. — Tumeur kystique de la région de la hanche développée en conséquence de la greffe d'un embryon de quarante-huit heures (photographie après trois mois et demi de développement).

datent du 1er mai [2]. La plupart des tumeurs solides ne dépassent pas un volume de 15 à 18 millimètres de diamètre. Celles qui

1. Ch. Féré, Tératomes expérimentaux. *C. R. Soc. de Biologie*, 1896, p. 515.
2. *C. R. Soc. de Biol.*, p. 720.

prennent un plus grand développement sont en partie kystiques. Une de ces tumeurs kystiques, que j'ai présentées à la Société de biologie le 4 juillet, avait 21 millimètres suivant l'axe longitudinal de l'animal et 27 millimètres suivant l'axe transversal; elle était située au-dessus de la hanche; une autre développée dans un appendice sous-maxillaire avait environ deux centimètres dans les deux sens. Ces deux tumeurs, dont la photographie a donné une représentation suffisante (fig. 1 et 2), étaient en train de se résorber aux dépens de leur partie liquide lorsqu'elles ont été enlevées un mois après la greffe. Sur des coupes de ces deux tumeurs faites par mon interne M. Herrenschmidt, on voit en plusieurs points la face interne du kyste revêtue d'un épithélium cylindrique et des culs-de-sac bifurqués ou trifurqués aussi munis d'épithélium cylindrique.

Une autre tumeur en partie kystique et enlevée cinq mois après la greffe peut donner une idée de la structure complexe de ces tératomes expérimentaux. Cette tumeur développée sur le côté gauche à deux centimètres du sternum, sans adhérence au muscle pectoral, est constituée, comme on le voit (fig. 3) sur une préparation de M. Philippe, par une masse polymorphe séparée de la peau par une couche de tissu cellulaire.

Cette masse tératoplasique est constituée par des trousseaux fibro-musculaires qui rayonnent en divers sens et ont été coupés sous plusieurs incidences et par des blocs cartilagineux compris entre les trousseaux des fibres musculaires lisses qu'on reconnaît aux noyaux fusiformes, allongés et parallèles. Les capsules cartilagineuses sont bien formées, plus ou moins tassées les unes contre les autres, séparées par une substance amorphe. Dans les plaques cartilagineuses apparaissent des vaisseaux bien calibrés autour desquels les capsules disparaissent pour faire place à des éléments ostéoïdes, ostéoplastes, fibrilles, masse amorphe, montrant un commencement d'ossification de la formation cartilagineuse. Quant au kyste qui contenait une substance mucoïde, jaunâtre, assez analogue au contenu d'un kyste dermoïde vulgaire, sa paroi est fibreuse et contient des éléments musculaires, disséminés. Elle est revêtue d'une couche épithéliale dont les cellules les plus superficielles

forment un seul revêtement continu. Ces cellules épithéliales

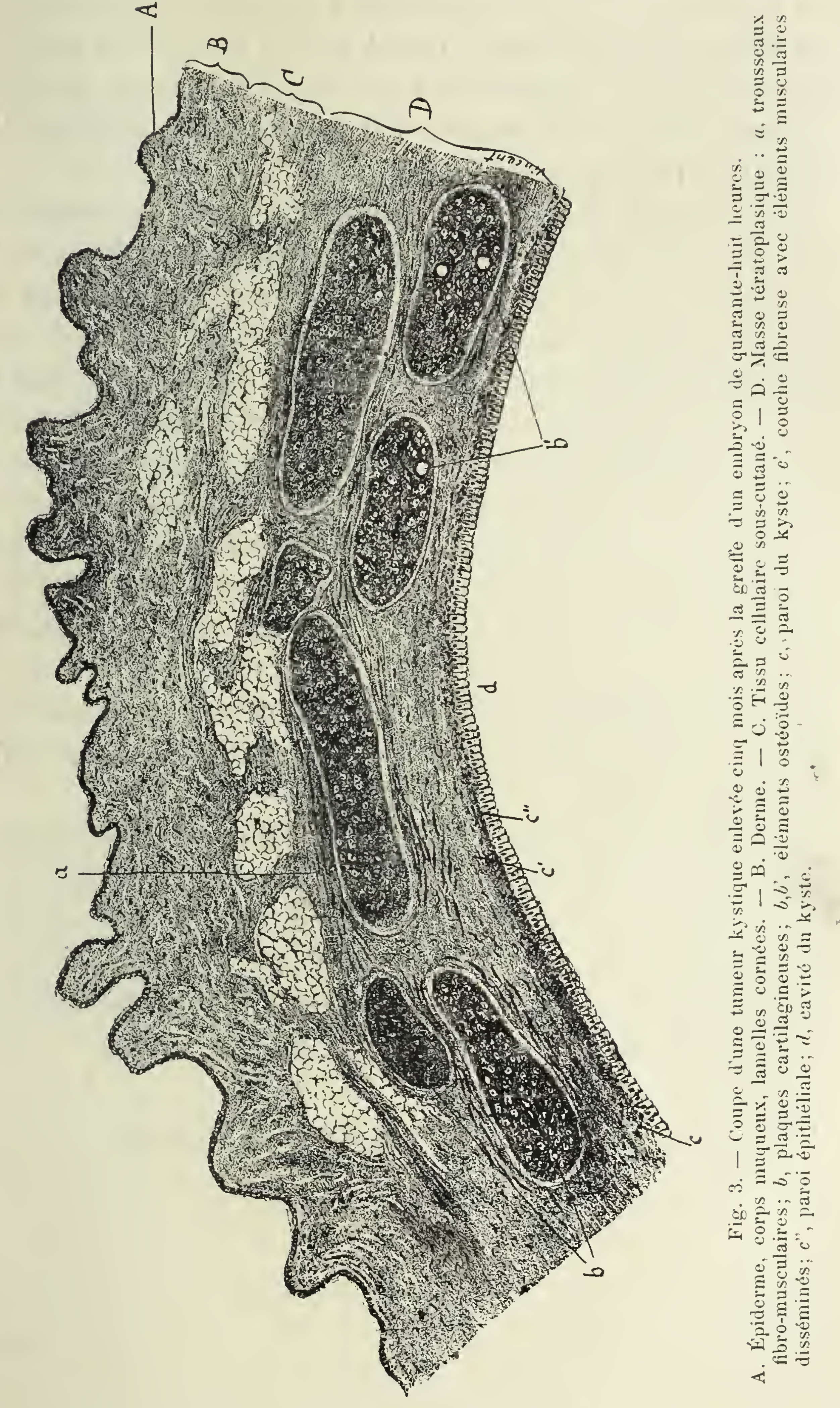


Fig. 3. — Coupe d'une tumeur kystique enlevée cinq mois après la greffe d'un embryon de quarante-huit heures.
A. Épiderme, corps muqueux, lamelles cornées. — B. Derme. — C. Tissu cellulaire sous-cutané. — D. Masse tératoplasique : *a*, trousseaux fibro-musculaires ; *b*, plaques cartilagineuses ; *b,b'*, éléments ostéoïdes ; *c*, paroi du kyste ; *c'*, couche fibreuse avec éléments musculaires disséminés ; *c''*, paroi épithéliale ; *d*, cavité du kyste.

sont hautes, cylindriques, ordinairement avec un plateau peu large, un protoplasme abondant et un noyau volumineux situé

au niveau du tiers inférieur de la cellule. Quelques-unes de ces cellules dissociées ressemblent à des cellules caliciformes. Les cellules profondes ne forment pas de revêtement continu : très nombreuses, tassées les unes contre les autres, polyédriques par pression réciproque, elles constituent évidemment des cellules de remplacement.

La présence d'éléments osseux dans les tératomes expérimentaux semblait indiquer une évolution permettant d'espérer la permanence de ces productions. J'ai actuellement un Coq qui porte six tumeurs dont les greffes remontent à plus d'un an (29 février 1896), cinq de ces tumeurs développées dans les appendices céphaliques; après avoir présenté un développement progressif, elles se sont réduites de volume, puis sont restées stationnaires et depuis plusieurs mois n'ont plus subi aucune réduction de volume; elles donnent la sensation de petites balles très résistantes. La sixième tumeur développée sur le côté de la poitrine est une tumeur kystique avec une partie résistante à la base; elle n'a aucune tendance à diminuer de volume bien que son développement soit devenu très lent depuis plusieurs mois; elle avait, le 23 mai 1896, 17 millimètres sur 15, et le 4 mars 1897 [1], elle avait 29 sur 17.

En somme, ces faits montrent que des éléments embryonnaires inclus artificiellement, dans les tissus d'animaux adultes, peuvent continuer leur évolution et donner lieu à des masses de tissus différenciés capables de vivre. La possibilité de cette évolution et de cette persistance vient à l'appui de la théorie tératologique de l'origine et de la parenté des tumeurs.

1. L'animal a été présenté à la Société de Biologie (*C. R.*, p. 249).

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DES PREMIERS PHÉNOMÈNES

DU

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE CHEZ LES INSECTES

PARTICULIÈREMENT CHEZ LES COLÉOPTÈRES [1]

Par A. LÉCAILLON

PLANCHE XI.

L'étude de l'embryogénie, chez les Hexapodes, présente des difficultés qui sont les unes d'ordre technique, les autres d'ordre zoologique. Les œufs des Insectes sont en effet le plus souvent pourvus d'un chorion épais et résistant, qui laisse difficilement pénétrer les liquides fixateurs ou colorants et constitue un grave obstacle pour l'obtention de coupes minces. On est obligé, pour obvier à ces inconvénients, d'opérer la fixation par des liquides chauffés à une température de 80° ou même davantage, ce qui donne souvent de médiocres résultats, et d'enlever ensuite le chorion avec des aiguilles de manière à pouvoir pratiquer les coupes. Chez certaines espèces toutefois, à cause de circonstances spéciales favorisant la protection des œufs, ceux-ci ont un chorion peu épais et sont par suite plus favorables pour les études embryogéniques.

Au point de vue zoologique, les Insectes forment un groupe très homogène d'animaux terrestres fort élevés en organisation, adaptés à des conditions d'existence excessivement étroites, et dont les œufs, abondamment pourvus de vitellus nutritif, se

1. Travail du laboratoire d'embryogénie comparée au Collège de France.

transforment en embryons suivant un mode peu explicite. On ne trouve, à la base de cette classe, aucune forme à organisation et à développement simples, capable de fournir les faits embryologiques propres à nous éclairer nettement d'une part sur la phylogénie des Insectes, et d'autre part sur la manière dont on doit comprendre les détails du développement chez les formes plus élevées du groupe. Les types les plus simples, les Thysanoures, ont en effet aussi un œuf riche en vitellus nutritif, et leur développement, fort mal connu d'ailleurs, ne doit pas se faire suivant un mode explicite. Il existe, à la vérité, des Insectes pourvus d'un œuf n'ayant pas de vitellus nutritif, mais il s'agit ici non d'un caractère primordial mais d'un caractère acquis : par suite des adaptations spéciales de ces Insectes, les œufs se développent en embryons dans des conditions telles que le vitellus nutritif devenu inutile est disparu. Tels sont les Pucerons vivipares où les embryons se forment dans les organes maternels et les Ichneumoniens où les œufs sont pondus et se développent dans le corps de certaines larves. Aussi, les différents observateurs qui se sont occupés de l'embryogénie des Insectes sont-ils arrivés fréquemment à des conclusions discordantes, même sur des points d'une importance fondamentale. C'est ainsi — pour ne citer qu'un exemple — que certains auteurs font dériver l'entoderme de l'ectoderme, tandis que d'autres le font dériver du mésoderme, ou même arrivent à nier son existence en tant que feuillet spécial devant constituer l'épithélium intestinal définitif (**Heymons**) (95).

De nombreux et importants travaux sur l'embryogénie des Insectes ont été publiés depuis une trentaine d'années; cependant les espèces étudiées sont relativement peu nombreuses, car beaucoup d'observateurs ont choisi les mêmes types. C'est ainsi que les espèces les plus communes comme la Mouche, la Blatte, l'Abeille, l'Hydrophile, ont donné lieu, à elles seules, à de multiples travaux.

Les Coléoptères qui ont été étudiés d'une façon plus ou moins complète au point de vue embryogénique sont très peu nombreux par rapport au nombre immense d'espèces que comprend cet ordre :

Donacia a été étudié par **Kölliker** (42), puis par **Kowalevsky** (71), *Gastrophysa cœruleipennis* l'a été par **Packard** (71), *Lina* par **Graber** dans plusieurs travaux, *Doryphora decemlineata* par **Wheeler** (88), *Melolontha vulgaris* par **Graber** (89) et par **Vœltzkow** (89), *Hydrophilus piceus* par **Kowalevsky** (71), par **Heider** (85 et 89), et par **Graber** (88), *Meloe* par **Nusbaum** (88) et *Calandra granaria* par **Tichomiroff** (90).

Je me propose d'exposer dans ce travail les résultats de mes observations sur les phénomènes qui se passent dans l'œuf d'un type dont l'embryogénie n'a pas été étudiée jusqu'ici, le *Clytra læviuscula* Ratzb., pendant la période de segmentation et de for-



Fig. A, œufs de *Clytra læviuscula* peu grossis et recouverts de leur scatoconque.
Fig. B, œufs peu grossis et débarrassés de leur scatoconque.
Fig. C, œuf très grossi recouvert de sa scatoconque; *b*. pôle antérieur, *d*, pôle postérieur.
Fig. D, œuf très grossi, débarrassé de sa scatoconque.
Fig. E, œuf très grossi, débarrassé de la couche lamelleuse de la scatoconque.

mation du blastoderme. Chez le *Clytra læviuscula* qui, comme *Donacia*, *Gastrophysa*, *Lina* et *Doryphora*, appartient à la famille des Chrysomélides, l'œuf (fig. A, B, C, D, E) possède trois enveloppes qui sont de l'intérieur à l'extérieur : la membrane vitelline sécrétée par l'œuf lui-même, le chorion sécrété par l'épithélium folliculaire qui entoure l'œuf dans l'ovaire, et la coque excrémentitielle ou scatoconque, construite par la femelle, autour de l'œuf, au moment de la ponte. La membrane vitelline est bien différenciée et toujours très nette; elle est peu épaisse et, comme cela se passe toujours d'ailleurs, elle ne gêne ni la fixation des œufs ni leur sectionnement en tranches minces. Le chorion est peu épais, ce qui au point de vue de la technique est très avantageux; il laisse très bien pénétrer les liquides fixateurs ou colorants et se coupe avec la plus grande facilité. La scatoconque est très épaisse; je ne m'occuperai ici ni de sa

forme, ni de son origine, ni de la manière dont elle est construite, ces questions ayant été traitées ailleurs [1]; je ferai seulement observer qu'elle est formée d'une substance friable, peu dure, ne gênant en aucune façon la pénétration des agents fixateurs, et se coupant très bien. Elle offre même cet avantage pour l'étude des premiers stades du développement, qu'elle permet de distinguer immédiatement sur l'œuf le pôle antérieur du pôle postérieur. Les lamelles qui hérissent sa surface (fig. C) ont en effet leurs pointes tournées vers le pôle postérieur de l'œuf. D'ailleurs, il est excessivement facile d'en débarrasser l'œuf si on le préfère. J'ai employé, comme agent fixateur, le liquide de Zenker assez fortement acidulé par l'acide acétique et agissant pendant vingt-quatre heures à la température de 40°. Les éléments cellulaires restent bien en place et on retrouve facilement, dans les cellules en voie de division, la plupart des détails de la cytodiérèse. Les coupes se colorent très bien en vingt minutes par l'hémalun de Mayer.

Je décrirai d'abord la structure de l'embryon lorsqu'il a atteint le stade blastoderme, puis j'entrerai dans le détail des changements que l'œuf subit pour atteindre ce stade. Je comparerai ensuite d'une manière très succincte les faits présentés par le *Clytra læviuscula* avec ceux qui sont connus chez les autres Coléoptères et d'une façon plus générale chez les autres Insectes, et j'exposerai quelle est, suivant moi, l'idée que l'on doit se faire sur la segmentation et la formation du blastoderme chez la plupart des Hexapodes.

1° Description de l'embryon au moment ou le blastoderme est constitué.

Le stade blastoderme, chez le *Clytra læviuscula*, est atteint vers la fin de la première journée qui suit l'instant de la ponte. On trouve alors dans l'embryon (Pl. XI, fig. 15) trois sortes d'élé-

1. **Lécaillon**, (96) et (96 bis). — Dans ces deux relations, le *Clytra læviuscula* a été désigné sous son ancien nom de *Clythra quadripunctata*. D'après la nomenclature admise par les auteurs contemporains, ces noms désignent aujourd'hui deux espèces voisines mais différentes.

ments cellulaires : les cellules qui forment la membrane blastodermique (*bl*), les cellules intravitellines (*vi*) et un groupe de cellules placées au pôle postérieur de l'œuf, entre le blastoderme et le vitellus, et constituant les cellules sexuelles (*gn*).

Les cellules blastodermiques, disposées en une seule assise, recouvrent toute la surface vitelline et ont partout les mêmes caractères. Chacune a la forme d'un prisme droit à cinq ou six pans à peu près égaux et dont les deux bases seraient bombées vers l'extérieur de la cellule. Cette forme est due à la pression que les cellules exercent les unes sur les autres; elles sont en effet très serrées à la surface de l'œuf, de sorte que les faces en contact prennent une forme aplatie tandis que les faces libres se courbent. Les cellules blastodermiques ont chacune un contour très net; elles possèdent un noyau assez volumineux, ayant une membrane nette et un réseau chromatique serré et très colorable. Leur protoplasma est plus colorable à la périphérie de la cellule que dans la région centrale. Vues en coupe parallèle à leurs faces latérales (fig. 15, *b* et *bl*), elles ont un aspect ellipsoïdal; vues en coupe transversale (fig. 15, *c*), elles ont un aspect polygonal. Elles ont en moyenne 16 μ de longueur sur 9 μ de largeur maxima. Les noyaux, de forme arrondie, ont de 5 à 6 μ de diamètre.

Les cellules intravitellines (*vi*) sont très nombreuses et disséminées à peu près régulièrement dans les intervalles que laissent entre eux les corpuscules de vitellus nutritif; elles sont très souvent bi-nucléées (*e*), ce qui indique des divisions récentes. Elles ont une forme amiboïde (*d*, *e*), à prolongements pseudopodiques nombreux et très développés. Leurs noyaux sont volumineux, à réseau chromatique serré et très colorable; on ne peut distinguer aucune différence entre ces noyaux et ceux des cellules blastodermiques.

Les cellules sexuelles sont serrées les unes contre les autres entre le blastoderme et le vitellus; elles ont par suite une forme polyédrique (*f*). Leur protoplasma paraît plus colorable que celui des cellules blastodermiques et des cellules intravitellines. Elles sont notablement plus volumineuses que les cellules blastodermiques. Elles sont généralement moins bien fixées que les cel-

lules blastodermiques ou intravitellines et leurs limites sont parfois difficiles à distinguer.

2° Changements subis par l'œuf depuis la fécondation jusqu'au stade blastoderme.

Pendant que la segmentation se produit et que la couche blastodermique se forme, l'œuf du *Clytra læviuscula* est formé essentiellement par une masse protoplasmique dans laquelle sont plongés un nombre considérable de corpuscules de vitellus nutritif ayant une forme arrondie. A la périphérie, les corpuscules vitellins manquent, de sorte qu'il existe là une couche protoplasmique spéciale, d'épaisseur notable, communiquant directement avec le réseau protoplasmique qui reste entre les corpuscules vitellins (Pl. XI, fig. 3). Cette couche périphérique correspond à l'ancien blastème germinatif des auteurs; elle se colore ordinairement plus que le réseau protoplasmique interne, mais elle n'en diffère pas d'une manière essentielle.

Les phénomènes dont l'œuf est le siège pendant qu'il se transforme pour atteindre le stade blastoderme peuvent se grouper en deux périodes qui s'étendent : l'une, depuis l'instant de la fécondation jusqu'au moment où les cellules de segmentation atteignent la couche protoplasmique périphérique, et la deuxième, depuis ce moment jusqu'à celui où le blastoderme est constitué complètement. Pendant la première période, les cellules se multiplient à l'intérieur de l'œuf et sont toutes semblables entre elles. tandis que pendant la seconde période, les cellules occupent à la fois l'intérieur et la périphérie de l'œuf, et, tout en se multipliant activement, se différencient pour constituer les trois sortes d'éléments que l'on trouve dans l'embryon au moment du stade blastoderme. Je désignerai la première période par le nom de *période de division cellulaire intravitelline* et la deuxième par celui de *période de division et de différenciation cellulaire*.

A. *Période de division intravitelline.* — Je n'ai pas observé la place exacte où se trouve le noyau de segmentation immédia-

tement après la fécondation ; toutefois j'ai remarqué que les premières cellules que l'on rencontre dans l'œuf en voie de développement embryonnaire se trouvent dans le voisinage du centre. J'admettrai donc qu'il y a d'abord au centre de l'œuf un noyau résultant de la réunion du pronucléus mâle avec le pronucléus femelle lors de la fécondation, et qu'autour de ce noyau se trouve une couche propre de protoplasma. La cellule centrale entre en voie de division, les deux cellules-filles, qui en résultent, grossissent, puis se divisent à leur tour et ainsi de suite. En même temps les différentes cellules produites se déplacent dans l'intérieur de l'œuf, de telle sorte que certaines d'entre elles, tout en se nourrissant et se multipliant, se rapprochent de plus en plus de la surface de l'œuf.

La figure 1 de la pl. XI représente une coupe longitudinale à peu près médiane d'un œuf contenant un certain nombre de cellules intravitellines; la coupe en a rencontré quatre. Chacune d'elles (*a*) a un protoplasma abondant et présente des pseudopodes nombreux et bien développés; son noyau est volumineux et a un réseau chromatique très colorable. Ces caractères sont ceux des cellules intravitellines précédemment décrites ; ils existent en effet pour toutes les cellules qui sont à un moment donné ou qui restent définitivement dans l'intérieur de l'œuf. La figure 2 représente la moitié d'une coupe transversale d'un œuf contenant déjà un nombre considérable de cellules intravitellines. Ces cellules paraissent dans la coupe, soit isolées, soit groupées par deux ou par trois; le groupe de deux et le groupe de trois, représentés plus grossis en *b* et *c*, figure 4, sont formés de cellules en train de se séparer, c'est-à-dire à la période ultime de la division cellulaire.

La multiplication des cellules intravitellines se fait toujours par division indirecte (fig. 4, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*) et présente des particularités intéressantes. Tout d'abord, il y a lieu de remarquer que l'on trouve beaucoup moins d'œufs où les cellules sont en voie de division que d'œufs où elles sont en repos. Il y a donc des périodes plus courtes de division séparées par des périodes plus longues de repos. Dans un œuf pris à une période de division, toutes ou presque toutes les cellules se divisent en même

temps; mais elles ne sont pas toutes à la même phase de division. On peut dire que les divisions des cellules sont synchroniques, mais avec une différence de phase plus ou moins grande. Cette différence de phase, considérée pour des cellules placées à la même distance du centre, est souvent nulle ou très faible, tandis que pour des cellules placées très différemment par rapport au centre de l'œuf, elle est plus accentuée. C'est ainsi que les cellules d'une même coupe perpendiculaire au grand axe de l'œuf sont souvent à la même phase de division, tandis que sur deux coupes non voisines, la différence de phase peut être grande.

Quant à la cytodiérèse en elle-même, elle peut être régulière ou irrégulière, même dans un même œuf à la même période de division. Dans le premier cas on trouve, par suite des différences de phase offertes par diverses cellules, des figures de cytodiérèse permettant de conclure que celle-ci présente les stades ordinaires se suivant dans l'ordre normal. Pendant que les cellules se divisent, elles conservent leurs contours amiboïdes ; quand deux cellules-filles sont sur le point de se séparer, elles restent en dernier lieu unies par des filaments protoplasmiques où on distingue les stries du fuseau achromatique (fig. 4, *b*). La cytodiérèse anormale est fréquente. Les figures, 4, *f*, et 4, *c*, représentent deux cellules en voie de division indirecte irrégulière présentant en outre une différence de phase. Dans la première, les chromosomes sont distribués en trois plaques équatoriales qui deviendront chacune l'origine d'un noyau. Dans la seconde, on voit trois cellules non encore entièrement séparées; sur leur partie libre, ces cellules présentent de nombreux prolongements amiboïdes. Les trois cellules sont encore unies par une partie commune où on distingue les filaments des fuseaux achromatiques. Les trois noyaux sont reconstitués, mais quelques chromosomes sont restés en dehors d'eux par suite d'un retard qu'ils ont éprouvé, et ne pourront plus entrer dans la constitution des noyaux. Cette observation, envisagée au point de vue général de la fixité du nombre des chromosomes dans les noyaux, montre que cette fixité, admise par beaucoup d'auteurs, n'est sans doute pas nécessaire, ou qu'alors un noyau est capable de lui-même de réparer la perte qu'il peut avoir subie.

B. *Période de multiplication et de différenciation cellulaires.*— Les cellules intravitellines devenant de plus en plus nombreuses, celles d'entre elles qui sont les plus superficielles finissent bientôt par atteindre la couche protoplasmique périphérique. A partir de ce moment, il y a lieu d'envisager : les cellules restées dans le vitellus, les futures cellules blastodermiques placées à la périphérie de l'œuf, et les futures cellules sexuelles. Toutes ces cellules évoluent simultanément, mais, pour la clarté de l'exposition, je les examinerai séparément.

Les cellules intravitellines continuent à se multiplier et à occuper plus ou moins régulièrement tout l'intérieur de l'œuf. Les plus superficielles continuent à passer dans la couche périphérique et cela jusqu'à la complète formation du blastoderme. A certains moments, on peut trouver des régions assez étendues de l'œuf où elles manquent, mais à aucun stade l'œuf n'en est complètement dépourvu. La coupe représentée dans la figure 13, par exemple, faite dans le voisinage du pôle postérieur d'un œuf peu éloigné du stade blastoderme, n'a rencontré aucune cellule intravitelline. Quand le blastoderme est définitivement constitué, il reste dans l'œuf un grand nombre de cellules intravitellines ; ce sont les cellules *vi* de la figure 15.

Les cellules périphériques se multiplient activement en absorbant peu à peu la couche protoplasmique où elles se trouvent ; les divisions se font tangentiellement, de façon que les cellules-filles augmentent sans cesse le nombre des cellules de l'assise périphérique. Ici encore (fig. 13 et fig. 14, *c*, *d*) on trouve un grand nombre de divisions cellulaires synchroniques, mais le synchronisme, bien que souvent sans différence de phase pour une région limitée de l'œuf (fig. 13 et 14, *c*, *d*,), n'est pas commun à toutes les cellules de la surface ovulaire. Bientôt les cellules commencent à émerger de la surface vitelline ; ce mouvement se fait peu à peu et non simultanément pour toutes les cellules. Avant de sortir, les cellules s'aplatissent sur leur surface externe, et leurs contours situés de ce côté deviennent réguliers, tandis que la partie cellulaire dirigée vers l'intérieur de l'œuf reste amiboïde. Les noyaux eux-mêmes s'aplatissent dans le même sens que les cellules (fig. 6). Ce phénomène est purement

mécanique. En effet, la cellule, tant qu'elle reste contenue dans la masse de l'œuf, se trouve baignée de tous côtés par le protoplasma ovulaire; mais, quand elle tend à sortir de la masse vitelline *en soulevant devant elle* la pellicule de protoplasma qui la recouvre, la tension superficielle[1] du protoplasma ovulaire s'oppose à sa sortie, d'où aplatissement de la cellule et de son noyau. Peu à peu, la force qui pousse la cellule vers l'extérieur triomphe de la tension superficielle, et la cellule peut passer sur la surface vitelline. Les figures 5 et 6 de la Pl. XI représentent une coupe transversale d'un œuf au moment où les cellules périphériques commencent à émerger de la surface vitelline. Les cellules non encore sorties sont aplaties, ainsi que leurs noyaux, et leur surface externe est régulière, tandis que leur surface dirigée vers l'intérieur de l'œuf est amiboïde. Dans les cellules déjà sorties en partie, les noyaux reprennent leur forme arrondie. Les fig. 7 et 8 représentent un stade plus avancé; les cellules sont à peu près toutes en très grande partie sorties du vitellus, mais communiquent encore avec lui par une partie de leur surface. Lorsqu'elles sont sorties du vitellus, les cellules gardent désormais un contour régulier; elles continuent à se multiplier par cytodiérèse jusqu'à ce que la pression réciproque leur fasse acquérir la forme définitive représentée dans la fig. 15. Le blastoderme ne se forme pas régulièrement sur toute la surface de l'œuf en même temps; il est complètement formé dans la région moyenne de l'œuf avant de l'être aux deux pôles.

Les cellules génitales se montrent dans la région postérieure de l'œuf. Je ne puis préciser le moment de leur apparition ni dire si elles proviennent d'une seule cellule périphérique initiale ou de plusieurs de ces cellules. Le moment le plus précoce auquel je les ai vues correspond à un stade où il y a encore peu de cellules périphériques dans la région postérieure de l'œuf; elles constituent alors déjà un groupe nombreux et compact, ce qui rend probable leur formation aux dépens d'un petit nombre de cellules initiales, peut-être d'une seule. Dès cet instant, elles sont plus grandes que les autres cellules et ont leur protoplasma

1. Voir les traités de Physique, capillarité.

plus colorable que le leur. Elles sont aussi plus délicates qu'elles, car elles se montrent toujours moins bien fixées. Elles sont situées non exactement au pôle de l'œuf, mais à une petite distance de lui. A partir de ce stade, le groupe compact se désagrège, et les cellules génitales restent sans se modifier jusqu'au moment de la formation complète du blastoderme, où elles se sont de nouveau groupées et placées au pôle de l'œuf, entre le blastoderme et le vitellus (fig. 15, *gn*). Les figures 9, 10, 11 et 12 représentent quatre coupes pratiquées dans la région postérieure d'un œuf au stade de celui de la figure 7, et passant par la région des cellules génitales. La coupe représentée dans la fig. 9 passe tout à fait dans la région terminale de l'œuf; elle contient une cellule génitale très visible au milieu des cellules blastodermiques plus petites et moins colorées. Les coupes représentées par les fig. 10 et 11 suivent immédiatement la précédente et contiennent un certain nombre de cellules génitales. La coupe qui correspond à la fig. 12 passe un peu plus loin du pôle que la coupe 11; elle marque la limite au delà de laquelle l'œuf ne contient plus de cellules génitales. A aucun moment je n'ai vu ces cellules sexuelles se diviser; quand elles se trouvent au niveau d'une région de l'œuf où les cellules blastodermiques sont en divisions synchroniques, elles demeurent complètement en repos, ce qui montre bien leur indépendance absolue par rapport aux autres cellules de l'œuf. Ainsi, dans la fig. 13, toutes les cellules blastodermiques, même celles qui sont mêlées au groupe dissocié des cellules sexuelles, sont en voie de division (fig. 14 *c*,*d*), tandis que les grosses cellules génitales sont en repos (fig. 14 *a*,*b*). La présence des cellules génitales gêne et retarde la formation du blastoderme au niveau où ces cellules se trouvent. C'est ce que montrent les coupes qui correspondent aux figures 10, 11, 12 et 13. Les cellules blastodermiques finissent néanmoins par s'insinuer entre les cellules génitales et par passer complètement à la périphérie. C'est ce qui est réalisé au moment où le stade blastoderme est atteint (fig. 15).

3° Comparaison des faits offerts par le clytra læviuscula avec ceux que présentent les autres insectes.

Si l'on met à part les Insectes dont les œufs ont perdu leur vitellus nutritif par suite d'un phénomène d'adaptation particulière et dont j'ai parlé plus haut, les premiers stades du développement, chez les diverses espèces, sont uniformes, car les œufs sont tous construits sur le même type, et il n'y a pas lieu de considérer séparément les divers ordres de la classe des Hexapodes. Mais les travaux embryologiques relatifs à ces animaux sont si nombreux que je ne puis songer à les analyser tous ici, même au point de vue très restreint de la segmentation et de la formation du blastoderme. Je me contenterai donc de comparer les points les plus importants qui ressortent de mes observations sur le *Clytra læviuscula* avec les idées admises actuellement au sujet des premiers phénomènes du développement chez les Insectes, de façon à préciser davantage, s'il est possible, la manière dont on doit comprendre ces premiers phénomènes.

Kölliker (42) observa le premier la formation d'une couche blastodermique autour des œufs d'Insectes en voie de développement. En ce qui concerne le *Donacia crassipes*, il dit que « l'évolution première se manifeste par la formation d'un blastoderme couvrant tout le vitellus ». Il ajoute que ce blastoderme se développe insensiblement, mais qu'il n'a pu « discerner s'il se forme d'abord aux axes de l'œuf, et s'il est formé de cellules nucléées comme chez les Diptères ».

Weismann (63), d'après ses observations sur le *Chironomus*, admit qu'il y avait autour de l'œuf une couche protoplasmique spéciale ou blastème germinatif. Dans ce blastème apparaissaient spontanément des noyaux qui s'entouraient ensuite de protoplasma pour constituer une assise cellulaire qui était le blastoderme. Les idées de **Weismann** furent admises jusqu'en 1878. **Bobretsky** (78) observa qu'il y avait, dans l'œuf du *Pieris cratægi*, des noyaux entourés chacun d'une masse protoplasmique à contours irréguliers, et que ces cellules se multipliaient pour donner des cellules amiboïdes se rendant à la

périphérie pour constituer le blastoderme. Enfin **Blochmann** (87) reconnut que les différents noyaux de l'œuf provenaient d'un noyau initial, ou noyau de segmentation résultant lui-même du fait de la fécondation. Tous les auteurs sont aujourd'hui d'accord sur ce point.

Dans son très important travail sur l'*Hydrophilus piceus*, **Heider** (89) admet que les noyaux intravitellins sont entourés chacun d'une masse protoplasmique et que ces masses protoplasmiques se fusionnent lorsque les noyaux arrivent à la périphérie de l'œuf. Les noyaux se multiplient alors par des divisions tangentielles dans la couche blastématique commune résultant à la fois de la couche protoplasmique périphérique primitive et du protoplasma amené de l'intérieur de l'œuf par les noyaux. Plus tard, il se circonscrit des territoires protoplasmiques autour des noyaux devenus plus nombreux; on voit apparaître pour cela des sillons à la surface de l'œuf, lesquels sillons, en s'approfondissant, délimitent autour de chaque noyau une certaine couche de protoplasma. Les nouvelles cellules apparaissent ainsi peu à peu à la surface de l'œuf. **Blochmann** (87), chez la Mouche, admet un processus semblable, et la plupart des auteurs admettent actuellement que les cellules intravitellines, lorsqu'elles arrivent à la périphérie de l'œuf, se fusionnent pour constituer un blastème commun dans lequel les noyaux se divisent. Telle est par exemple la manière de voir de **Wheeler** (89) dans la *Blatta* et dans le *Doryphora*, et de **Heymons** (90) dans la *Forficula*. Cependant **Wheeler**, pour le *Doryphora*, emploie tantôt le mot noyau, tantôt le mot cellule pour désigner les éléments figurés de la périphérie de l'œuf. **Nusbaum** (88), chez le *Meloe proscarabœus*, admet que certaines cellules de l'intérieur de l'œuf se rendent à la périphérie pour former une couche de cellules superficielles; il ne donne aucun détail sur la façon dont elles s'y comportent. On doit, selon moi, considérer les cellules intravitellines comme de véritables cellules; leur forme amiboïde tient à la nécessité dans laquelle elles sont de traverser le réseau protoplasmique dans les mailles duquel sont les corpuscules vitellins et de se nourrir aux dépens de ce réseau protoplasmique tout en se déplaçant vers la périphérie de l'œuf. Les

faits de division cellulaire décrits plus haut chez le *Clytra læviuscula* montrent que le protoplasma cellulaire participe régulièrement à cette division comme dans les cellules ordinaires. Ces cellules intravitellines, en arrivant à la périphérie de l'œuf, se divisent tangentiellement en absorbant la couche protoplasmique périphérique et finissent par constituer le blastoderme définitif. Si dans certains cas un syncytium prend naissance, il n'a qu'une importance tout à fait secondaire, car dans ce cas on doit considérer les cellules comme virtuellement distinctes. Il convient d'ailleurs de faire observer que, dans certains œufs, l'apparence d'un syncytium peut très bien se produire par suite d'un défaut de fixation, d'autant plus que les cellules amiboïdes périphériques se trouvent dans une couche elle-même protoplasmique.

Quant à la multiplication cellulaire, tous les auteurs sont d'accord pour admettre que soit à l'intérieur de l'œuf, soit à la périphérie, elle se fait par cytodiérèse. Cependant **Wheeler** (88) admet que chez la Blatte les cellules intravitellines se multiplient par division indirecte, tandis que les cellules périphériques se multiplient par division directe. Suivant **Heymons** au contraire, la Blatte suit la loi générale. Le synchronisme des divisions cellulaires a été remarqué par différents observateurs. **Wheeler**, à propos de la Blatte, dit que « dans toutes les premières divisions, le parfait isochronisme des différents stades dans les différents noyaux est frappant » et, à propos du *Doryphora*, que « l'isochronisme entre tous les noyaux aux différents stades du développement jusqu'à la formation du blastoderme est tout à fait aussi apparent que dans la Blatte ». Je ferai remarquer qu'il faut faire une distinction entre l'isochronisme et le synchronisme des divisions cellulaires. Deux divisions sont isochrones quand elles se font dans des temps égaux et elles sont synchrones quand elles se font simultanément avec ou sans différence de phase. L'isochronisme de deux divisions cellulaires ne peut se voir que sur des cellules vivantes, tandis que le synchronisme peut s'observer sur deux cellules fixées. **Wheeler** avait en vue évidemment le synchronisme des divisions cellulaires dans l'œuf de la Blatte et dans celui de *Doryphora*. Il est probable que le synchronisme des divisions cellulaires doit être

envisagé chez les autres Insectes, même chez la Blatte et chez le *Doryphora*, de la même manière que chez le *Clytra læviuscula*, c'est-à-dire que dans les périodes de divisions cellulaires il n'existe pas d'une façon absolue pour toutes les cellules, et qu'en outre les cellules en voie de divisions synchroniques ne sont pas toujours à la même phase.

Wheeler, dans son étude sur la Blatte, émet l'opinion que « tous les noyaux autrefois dans le vitellus montent probablement à la surface pour former le blastème et le renforcer dans sa transformation en blastoderme. » Après la formation du blastoderme, des cellules se sépareraient de lui et reviendraient dans l'intérieur du vitellus. Aucun fait décisif, sauf le cas de *Gryllotalpa* indiqué par **Heymons** (95), n'a été signalé jusqu'ici en faveur de cette manière de voir. **Wheeler** lui-même dit qu'il n'a pu malgré ses efforts trouver un œuf dépourvu de noyaux à l'intérieur, mais il admet que les premiers noyaux qui quittent le blastoderme peuvent le faire avant que tous les noyaux de l'intérieur soient arrivés à la surface. Chez le *Clytra læviuscula*, comme je l'ai indiqué, on peut quelquefois rencontrer des coupes (fig. 13) qui ne contiennent aucune cellule intravitelline; mais dans ce cas il y en a toujours dans les coupes voisines. Bien plus, même après la formation complète du blastoderme, des cellules intravitellines viennent encore à la périphérie de l'œuf et peuvent prendre part à la formation des premiers organes qui naissent de la couche blastodermique.

Quant à l'apparition des cellules sexuelles à un stade aussi précoce que chez le *Clytra læviuscula*, elle n'a été signalée que chez bien peu d'Insectes. Chez les Diptères, cependant, on connaît un certain nombre d'espèces où les cellules sexuelles apparaissent avant la formation du blastoderme. **Robin**, en 1862, remarqua que, chez les Tipules culiciformes, quelques cellules se montrent au pôle postérieur de l'œuf avant que le blastoderme apparaisse; il désigna ces cellules par le nom de *globules polaires*. Ces mêmes cellules furent ensuite retrouvées chez le *Chironomus nigroviridis* et la *Musca vomitoria* par **Weismann** et les Cécidomyies par **Leuckart**. Cet auteur, en 1865, et **Metchnikof**, en 1866, montrèrent que ces cellules polaires entraient dans la

constitution des organes génitaux. M. **Balbiani** (82 et 85) suivit l'évolution de ces cellules chez le *Chironomus plumosus* où la transparence de l'œuf permet de faire cette étude. Il remarqua qu'il apparaissait d'abord deux cellules à la partie postérieure de l'œuf entre le chorion et le vitellus. Elles se divisent ensuite de manière à former un groupe de huit cellules. Le blastoderme se montre alors à la surface de l'œuf, et, le vitellus qui s'était contracté se dilatant, les huit cellules sexuelles, pressées entre le blastoderme et le chorion, traversent le blastoderme et se placent sur sa face interne. **Ritter** (90) a vérifié les observations de M. **Balbiani** en employant la méthode des coupes; il a constaté qu'au moment où les cellules génitales apparaissent, il y a dans l'œuf des cellules intravitellines. L'une de celles-ci se rendrait au pôle postérieur de l'œuf et deviendrait l'origine des cellules sexuelles. Chez les autres Insectes, les cellules sexuelles apparaissent plus ou moins tard. Chez les Orthoptères, d'après **Heymons** (95), elles se montrent d'assez bonne heure, mais cependant après la formation du blastoderme. Chez les Coléoptères, on n'a pas jusqu'ici signalé de type remarquable par l'apparition précoce des cellules sexuelles; le *Clytra læviuscula* est donc à ce point de vue une espèce intéressante.

Conclusions.

D'après les faits signalés dans ce travail, on peut admettre que, chez la plupart des Hexapodes, il y a dans l'œuf, après la fécondation, une *cellule* initiale formée d'une couche protoplasmique particulière entourant un noyau qui résulte de l'union du pronucleus mâle avec le pronucleus femelle. Cette cellule se divise en donnant deux cellules-filles qui grossissent et se divisent à leur tour. La multiplication cellulaire, qui se fait par cytodiérèse régulière ou irrégulière, continue en donnant naissance à des *cellules intravitellines* de plus en plus nombreuses qui absorbent peu à peu une partie du réseau protoplasmique séparant les corpuscules de vitellus nutritif. Bientôt une partie des cellules arrivent à la périphérie de l'œuf, et là, s'il y a une couche spéciale de protoplasma, elles se multiplient très active-

ment dans le sens tangentiel tout en absorbant la couche protoplasmique. Finalement, une couche cellulaire s'établit à la surface pour constituer le blastoderme, tandis que des cellules restent à l'intérieur pour digérer le vitellus nutritif jusque-là peu ou pas attaqué. Avant la formation de la couche blastodermique, certaines cellules peuvent déjà s'être différenciées pour devenir l'origine des organes génitaux.

Si maintenant l'on cherche à comprendre ce mode de segmentation en le comparant à ce qui se passe chez les autres animaux, on remarque qu'il peut s'expliquer par la disposition qu'a prise le vitellus nutritif dans l'œuf. Quand le vitellus nutritif manque ou est peu abondant dans un œuf, toute la masse de celui-ci prend part à la segmentation. Quand il devient trop abondant, il offre à la segmentation un obstacle insurmontable et alors celle-ci ne se fait plus sur toute la masse de l'œuf. Mais alors il se présente deux cas tout à fait différents : ou le protoplasma de l'œuf s'accumule complètement ou à peu près complètement dans une certaine région de l'œuf, ou il reste mélangé à peu près régulièrement avec le vitellus nutritif. Dans le premier cas, qui est celui d'un œuf d'Oiseau par exemple, toute la masse protoplasmique de l'œuf peut prendre part à la segmentation, tandis que dans le second cas la partie protoplasmique elle-même ne peut se segmenter totalement. Dans ces conditions, il faut ou que le premier noyau de segmentation ainsi que les noyaux qui en dérivent se divisent seuls à l'intérieur de l'œuf, c'est-à-dire qu'il se fasse une *division nucléaire intravitelline*, ou que le premier noyau de segmentation s'entoure tout de suite d'une couche propre protoplasmique de manière à constituer une cellule, et qu'il se fasse ensuite une série de *divisions cellulaires intravitellines*. C'est ce dernier cas qui est réalisé chez les Insectes; et alors les cellules intravitellines utilisent pour se nourrir et se multiplier le protoplasma ovulaire qui ne peut prendre une part plus directe à la segmentation. Quand il y a à la périphérie de l'œuf une couche spéciale de protoplasma, elle est absorbée suivant le même mécanisme que le protoplasma intérieur. Quand le stade blastoderme est atteint, tout le protoplasma ovulaire ou à peu près se trouve transformé en cellules

qui formeront les premiers rudiments de l'embryon, tandis que le vitellus sera ensuite digéré peu à peu pendant que cet embryon se développera. Le résultat atteint est en définitive le même que si toute la masse protoplasmique avait été séparée primitivement du vitellus nutritif et s'était segmentée en totalité comme dans l'œuf d'Oiseau. Le mode de segmentation de l'œuf des Insectes, qui peut se retrouver et se retrouve en effet chez d'autres animaux puisqu'il n'est lié qu'à la disposition du vitellus nutritif dans le protoplasma ovulaire, avait été désigné par le nom de *segmentation superficielle* par **Hæckel**, et par celui de *segmentation endovitelline* par **Claus**; il est préférable de lui donner le nom plus expressif de *segmentation intravitelline*.

Bibliographie.

82. Balbiani. — Sur la signification des cellules polaires des Insectes. *Comptes rendus de l'Académie des sciences, 13 novembre 1882.*

85. — Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les Insectes. *Recueil zool. suisse*, T. II, p. 527. 1885.

87. Blochmann. — Uber die Richtungskörper bei Insecteneiern. *Morph. Jahrb.* Bd. XII, 1887.

78. Bobretzky. — Ueber die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insecten. *Zeitschr. f. wiss. Zoologie.* Bd. XXXI, Heft 2.

77. Graber. — Die Insecten. II Theil. München. 1877.

88. — Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insecten. *Denschr. Acad. Wiss. Wien.* Bd. LV, 1888.

89. — Vergleichende Studien über Embryologie der Insecten. *Denkschr. Acad. Wiss. Wien.* Bd. LVI, 1889.

91. — Zur Embryologie der Insecten. *Zool. Anzeiger*, N° 379, 1891.

85. Heider. — Ueber die Anlage der Keimblätter von *Hydrophilus. Abhandl. d. K. preuss. Acad. Wiss.* Berlin, 1885.

89. — Die Embryonalentwickelung von *Hydrophilus piceus.* 1. Theil. Iena, 1889.

95. Heymons. — Die Embryonalentwickelung von Dermapteren und Orthopteren. Jena. 1895.

42. Kölliker. — Observationes de primo Insectorum genesi. 1843.

71. Kowalevsky. — Embryologische Studien an Würmen und Arthropoden. *Mém. Acad. Saint-Pétersbourg.* (7) Bd. XVI, n° 12, 1871.

96. Lécaillon, A. — Note relative à la coque excrémentitielle des œufs et des larves de certains Insectes, en particulier du *Clytra quadripunctata.* — *Comptes rendus des séances de la Société de biologie* (*séance du 16 mai 1896*).

96 *bis.* — Nouvelles observations sur la scatoconque ovulaire du *Clytra quadripunctata. Comptes rendus de l'Académie des sciences* (*27 juillet 1896*).

88. Nusbaum, J. — Die Entwickelung der Keimblätter bei *Meloe proscarabæus. Biol. Centralblatt.* Bd. VIII, n° 15, 1888.

91. Nusbaum, J. — Zur Embryologie der *Meloe proscarabœus* (en polonais). Lemberg, 1891.
71. Packard. — The embryology of *Chrysopa* and its bearings on the classification of the Neuroptera. *Am. Naturalist.* Vol. V, p. 564, 1871.
52. Robin. — Mémoire sur la production du blastoderme chez les Articulés. *Journal de la Physiologie de Brown-Séquard.* T. V, p. 348, 1852.
90. Ritter. — Die Entwickelung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei Chironomus. *Zeitschr. f. wiss. Zoologie.* Bd. L, 1890.
90. Tichomiroff. — Ueber die Entwickelung der *Calandra granaria.* VIIIe *russische Naturf. Versammlung St. Petersb. Ref. in Biol. Centralblatt.* Bd. XIII, 1890.
89. Voeltzkow. — *Melolontha vulgaris.* Ein Beitrag zur Entwickelung im Ei bei Insecten. *Arb. zool. Inst. Würzburg.* Bd. IX, 1889.
63. Weismann. — Die Entwickelung der Dipteren im Ei. *Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. XIII, 1863.
88. Wheeler. — The Embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata.* *Journal of Morphology.* Vol. III, n° 2, 1889.

Explication des figures de la planche XI.

Fig. 1. — Coupe longitudinale médiane d'un œuf de *Clytra læviuscula* contenant un certain nombre de cellules intravitellines. La coupe contient quatre de ces cellules. Sur la droite de la coupe est représentée plus grossie une de ces cellules — Gross. 110.

Fig. 2. — Moitié d'une coupe transversale à peu près médiane d'un œuf à un stade plus avancé; on voit huit cellules intravitellines dont un groupe de trois et un groupe de deux. — Gross. 110.

Fig. 3. — Portion plus grossie de la périphérie d'une coupe de l'œuf précédent montrant la couche périphérique de protoplasma dépourvue de corpuscules vitellins.

Fig. 4. — Cellules très grossies de l'œuf précédent : *a*, cellule en repos; *b*, deux cellules en voie de séparation, on distingue encore les filaments du fuseau achromatique; *c*, groupe de trois cellules provenant d'une division indirecte anormale au stade des deux précédentes. On voit encore les filaments des fuseaux achromatiques et en outre cinq chromosomes restés en retard et qui ne prendront pas part à la formation des trois noyaux-filles, ceux-ci étant déjà reconstitués; *d*, cellule en voie de division, au stade de la plaque équatoriale; *e*, cellule en voie de division au stade diaster; *f*, cellule en voie de division anormale devant donner naissance à trois cellules-filles.

Fig. 5. — Coupe transversale d'un œuf au moment où les cellules périphériques commencent à émerger de la surface vitelline ou sont aplaties contre cette surface. — Gross. 110.

Fig. 6. — Partie plus grossie d'une coupe d'un œuf au stade du précédent; on voit deux cellules émerger de la surface vitelline, et trois autres aplaties contre la surface. Ces dernières ont leur noyau aplati et leur surface amiboïde vers l'intérieur de l'œuf et unie vers l'extérieur.

Fig. 7. — Coupe transversale d'un œuf, à un stade plus avancé que le pré-

cédent. Toutes les cellules périphériques émergent du vitellus. — Gross. 110.

Fig. 8. — Partie grossie de la fig. 7.

Fig. 9, 10, 11, 12. — 2e, 3e, 4e et 8e coupes d'une série de coupes successives, faites à partir du pôle postérieur d'un œuf au stade du précédent. On voit les cellules génitales mélangées aux cellules périphériques, mais plus grosses et plus colorées qu'elles. — Gross. 110.

Fig. 13. — Coupe faite vers l'extrémité postérieure d'un œuf à peu près au même stade que le précédent. Toutes les cellules sont en voie de division indirecte, au stade de la plaque équatoriale. Seules les cellules génitales ne se divisent pas. A l'intérieur aucune cellule intravitelline n'est visible. — Gross. 210.

Fig. 14. — Quatre cellules plus grossies prises dans la coupe précédente : *a* et *b*, cellules génitales ; *c* et *d*, cellules blastodermiques.

Fig. 15. — Coupe longitudinale médiane d'un œuf au stade blastoderme. *bl*, blastoderme ; *vi*, cellules intravitellines ; *gn*, cellules génitales ; *b*, trois cellules blastodermiques très grossies ; *c*, vue du blastoderme sur une coupe perpendiculaire au grand axe des cellules blastodermiques ; *d* et *e*, cellules intravitellines très grossies ; *f*, cellules génitales très grossies. — Gross. 110.

N. B. — On n'a figuré dans les coupes ni la scatoconque, ni le chorion, ni la membrane vitelline de l'œuf.

Le vitellus a été figuré en partie schématiquement.

ÉTUDES SUR L'ÉVOLUTION NORMALE

ET

L'INVOLUTION DU TUBE SÉMINIFÈRE[1]

Par P. BOUIN.

PLANCHE XII

PREMIÈRE PARTIE

MODIFICATIONS RÉGRESSIVES DU PROCESSUS SPERMATOGÉNÉTIQUE PROVOQUÉES EXPÉRIMENTALEMENT.

Le présent travail, dès l'origine, avait pour but de compléter les résultats que m'avait fournis une première série de recherches sur les phénomènes dégénératifs qui surviennent dans les cellules testiculaires jeunes. Ces phénomènes se rencontrent intensivement surtout à deux périodes de l'ontogenèse du testicule, sur les grandes cellules sexuelles au moment de l'orientation des cellules séminales encore indifférentes vers leur forme sexuelle définitive, sur les premiers produits de cette différenciation, surtout sur les premiers spermatocytes formés. C'est dans les œufs primordiaux ou grandes cellules sexuelles qu'ils sont le plus nets et le plus abondants, et c'est surtout sur ces éléments que j'ai eu l'occasion de les étudier.

Ces recherches, tant dans les cellules au repos que dans les cellules en pleine activité cinétique, m'ont permis d'observer les

1. Travail du laboratoire d'Histologie de la faculté de médecine de Nancy.

principales modifications chromatolytiques du noyau, les transformations des Nebenkerne, des centrosomes, des corps chromatiques extranucléaires, les diverses dégénérescences du protoplasma. En face de l'incohérence des dernières manifestations vitales des éléments en question, j'ai cru pouvoir étendre l'indépendance fonctionnelle relative existant entre le protoplasma et le noyau et déjà signalée par nombre d'auteurs, aux principales parties de la cellule indiquées plus haut, parce qu'elles aussi réagissent séparément contre les influences morbides.

C'est pour compléter ces résultats que M. **Prenant** m'avait conseillé de continuer ces recherches sur le testicule mûr, en essayant de déterminer artificiellement des modifications régressives dans le processus spermatogénétique, et des altérations pathologiques dans les cellules séminales. J'ai fait une série d'expérimentations dont je donnerai bientôt le détail et les principaux résultats, tout d'abord au point de vue de la marche générale de l'atrophie testiculaire, et ensuite au point de vue des phénomènes cytologiques constatables dans les éléments sexuels au cours de cette régression. Sur les indications de M. **Prenant**, j'ai repris ultérieurement la question de l'histogenèse de la glande sexuelle mâle, et cela pour les raisons suivantes. Au terme ultime de la dégénération expérimentale du tube séminal, on se trouve quelquefois en présence de l'aspect offert par la glande sexuelle jeune; on observe quelquefois deux sortes de cellules qui, par leur disposition et leurs caractères cytologiques, rappellent les éléments qui constituent l'épithélium du tube séminifère embryonnaire. Autrement dit, le dualisme morphologique que l'on constate dans l'organe de l'animal très jeune se retrouve, du moins dans un certain nombre de cas, dans l'organe dégénéré et privé depuis longtemps de sa fonction. Or, dans la littérature scientifique, les opinions sont toujours aussi controversées au sujet de la signification ontogénétique de ces deux sortes d'éléments. Quelle est leur origine? Proviennent-elles d'une seule sorte cellulaire? Sont-elles issues de deux sortes dès l'origine morphologiquement dissemblables? Quelle est la signification de ce dualisme morphologique que nous retrouvons dans le testicule jeune, dans le testicule mûr, et dans le testicule

dégénéré? On le retrouve également chez la plupart des Vertébrés inférieurs et des Invertébrés, là aussi toujours mystérieux et différemment interprété.

L'ensemble de ces recherches comprendra donc 4 parties :

1° Dans une première partie, nous suivrons la marche générale des processus régressifs qui se passent dans le testicule atrophié expérimentalement ;

2° Dans une deuxième partie, j'exposerai les divers phénomènes de dégénérescence cellulaire constatés au cours de ces expérimentations ;

3° La troisième partie portera sur l'histogenèse de la glande sexuelle mâle chez les Mammifères ;

4° La quatrième partie sera un chapitre d'anatomie comparée ; je m'efforcerai d'établir un parallèle entre les éléments séminaux des Mammifères et ceux de quelques types de Vertébrés inférieurs et d'Invertébrés.

Le présent travail n'aura trait qu'à la première partie, c'est-à-dire aux procédés expérimentaux et à leurs résultats.

I

Technique de l'expérimentation.

Sur une première série de Cobayes, j'ai réséqué une portion du canal déférent. L'animal est solidement maintenu sur un appareil à contention, et endormi à l'aide du chloroforme, afin d'éviter autant que possible les mouvements convulsifs qui trop souvent déterminent au travers de la plaie péritonéale la hernie d'un paquet intestinal et même de la vessie. Après avoir rasé et lavé à l'eau phéniquée la région abdominale inférieure, on incise couche par couche la peau et les téguments sous-cutanés jusqu'au péritoine ; celui-ci est ouvert sur le bord interne du testicule, et on arrive directement sur l'épididyme et le cordon. On peut ainsi quelquefois sortir le cordon sans déranger la glande, mais la plupart du temps, à cause de la mobilité de cette dernière et des efforts de l'animal, on est obligé de la sortir tout entière de l'abdomen. Deux ligatures en fil de lin ordinaire, dis-

tantes de huit à dix millimètres l'une de l'autre, sont posées sur le canal déférent qui est ensuite réséqué sur une longueur de cinq à six millimètres entre ces deux ligatures. Une fois l'organe replacé dans la cavité abdominale, la plaie péritonéale et la plaie cutanée sont fermées par deux plans de suture en surjet. La plaie cutanée est séchée avec du coton hydrophile et recouverte d'une couche de coton hydrophile maintenue par du collodion riciné. La boutonnière cutanée, dans la très grande majorité des cas, se trouve complètement cicatrisée deux ou trois jours après l'opération. Les animaux ont été tenus en expérimentation seize, trente, cinquante-deux, soixante, soixante-dix-huit, quatre-vingt-sept, quatre-vingt-dix et cent deux jours.

Sur plusieurs autres Cobayes, au lieu de réséquer une certaine longueur du canal déférent, j'ai simplement fermé ce canal par un nœud en fil de lin ordinaire aseptique.

Sur un lot de cinq autres animaux, il a été fait dans l'épididyme une injection d'une solution de chlorure de zinc suivant la méthode sclérogène de Lannelongue. Les téguments sont incisés couche par couche, toujours sur le bord interne de la glande, jusqu'à la tunique péritonéale; de cette façon, on aperçoit très suffisamment par transparence l'épididyme dont on distingue bien la teinte d'un blanc brillant et les canalicules pelotonnés qui le constituent; d'autre part, on évite ainsi la hernie des organes abdominaux. A l'aide d'un tube de verre étiré en une pointe très fine qu'on enfonce dans l'épididyme au travers du péritoine, on instille dans le parenchyme de cet organe une gouttelette de liquide. Je me suis servi d'une solution de chlorure de zinc au vingtième dans l'eau distillée. Les animaux ont été sacrifiés quatre, six, dix et dix-sept jours après l'expérience.

J'ai cherché également à réaliser une intoxication locale pour arrêter le processus physiologique de la spermatogenèse. Sur deux Cobayes, j'ai fait des injections intersticielles d'une culture stérilisée de bacilles tuberculeux additionnée d'eau distillée. Ils ont été sacrifiés quarante et cinquante jours après cette injection.

J'ai eu aussi l'occasion d'étudier les modes de dégéneres-

cence de l'épithélium séminal au cours de certains processus pathologiques. M. **Haushalter** et son interne M. **Ch. Thiry** ont bien voulu provoquer, à mon intention, une orchite morveuse chez trois Cobayes qui ont été examinés au deuxième, troisième et cinquième jour de l'évolution de leur morve expérimentale. Mon ami, M. **G. Thiry**, en sacrifiant un lot de Cobayes auxquels il avait injecté des cultures de bacilles tuberculeux, m'a envoyé deux testicules sur lesquels l'infection expérimentale, entre autres localisations, avait déterminé une épididymite tuberculeuse qui avait évolué sans doute assez longtemps en restant localisée à cet organe et en déterminant une atrophie considérable de la glande testiculaire. Ces organes étaient particulièrement intéressants, et je profite de cette occasion pour remercier mon ami de son inépuisable obligeance. — Enfin, j'ai porté mon attention sur deux testicules d'Hommes atteints d'épididymite tuberculeuse dont le début semblait remonter à cinq ou six mois.

De petits fragments de ces différents organes ont été fixés par divers procédés, en particulier dans le liquide de Flemming classique, solution forte. Les fixateurs à base de formol donnent également de bons résultats ; je me suis bien trouvé de la combinaison suivante :

Acide picrique, solut. aq. sat.	30 parties.
Formol à 40 p. 100.	10 parties.
Ac. acétique.	2 parties.

Il est avantageux de faire le mélange au moment de l'emploi. On colore ensuite avec la méthyl-éosine, l'érythrosine comme colorants plasmatiques, avec l'hématoxyline de Delafield, l'hématéine, ou l'hématoxyline ferrique suivant la méthode de M. Heidenhain, comme colorants nucléaires. Après l'emploi des liquides chromiques, je me suis servi soit de la méthode de Flemming à la safranine, violet de gentiane et orange G, soit de la méthode de Benda à la safranine et au vert lumière.

Historique.

Les études entreprises sur les testicules atrophiés expérimentalement ou à la suite de processus pathologiques ont été faites pour la plupart dans un but purement clinique, afin de déterminer les rapports qui existent entre la spermatogenèse et telle ou telle condition pathologique de l'organe. C'est surtout le testicule ectopique qui a fait l'objet du plus grand nombre de recherches. **Goubaux** et **Follin** (2), **Hunter** (3), **Kocher** (4), **Monod** et **Arthaud** (5), **Bezançon** (6), en décrivent plus ou moins exactement l'état microscopique et les tubes séminaux défigurés ; leur lumière, considérablement diminuée de diamètre, renferme encore quelques cellules dont ils n'ont pas reconnu la nature. D'autre part, pour **Brugnone** (7) et **Gosselin** (8), la sténose du canal déférent n'a pas d'action sur la spermatogenèse et n'amène pas d'atrophie consécutive; ils citent les observations d'Hommes dont le canal déférent manquait sur une étendue considérable dans sa portion funiculaire et sa portion inguinale, et dont le testicule contenait des spermatozoïdes. **Gosselin** formule ainsi ses conclusions : 1° les testicules dont le sperme ne peut plus arriver dans les vésicules séminales ne s'atrophient pas; 2° les testicules privés de communication avec les conduits d'excrétion n'en secrètent pas moins le sperme avec ses caractères physiologiques.

As. Cooper (9), **Curling** (10), **Godard** (11), ont extirpé partiellement le canal déférent et n'ont constaté aucune dégénérescence.

Malassez et **Terrillon** (12), à la suite d'injection de nitrate d'argent au 100e dans le canal, ont déterminé une épididymite et une atrophie très avancée des tubes séminifères trois mois après l'injection.

Brissaud (13) a lié le canal déférent chez une trentaine de Lapins qu'il a partagés en deux lots. Les uns furent isolés ; les autres cohabitèrent avec des femelles; les premiers ne lui ont présenté rien d'intéressant. Chez les autres, peu de temps après la ligature, il constata que la spermatogenèse s'accomplit avec

une extrême rapidité, exaltation passagère à laquelle fait suite une disparition progressive des cellules séminales. Deux à trois mois après la ligature, il ne reste plus que des tubes diminués de diamètre, aplatis, avec une ou deux rangées de cellules qui leur donnent l'aspect des canaux séminifères des adolescents : « Dans le testicule, tout se borne à une exagération transitoire du travail spermatogénétique à la suite de laquelle l'organe, sans retourner à l'état embryonnaire, revient à une constitution plus simple, celle de la neutralité fonctionnelle, c'est-à-dire celle qui précède son développement complet ou qui correspond aux intervalles des époques du rut ».

Piana (14) a créé un obstacle artificiel à la descente des testicules dans les bourses chez le Rat blanc ; cet obstacle détermine l'atrophie de la glande plusieurs mois après l'opération, atrophie dont la cause doit être recherchée, d'après lui, dans l'action défavorable de la température abdominale sur la fonction de l'organe.

Stilling (15), après avoir replacé des testicules de Chien dans la cavité abdominale et créé ainsi une ectopie expérimentale, constate également une dégénérescence de l'organe. Deux à trois mois après l'opération, les canalicules séminifères ne renferment plus que des cellules de soutien parmi lesquelles on distingue encore quelques spermatogonies assez caractéristiques. Il attribue la cause de cette dégénérescence à la plicature du canal déférent au niveau de sa naissance, plicature due aux manœuvres expérimentales.

J.Griffiths (16), à la suite de semblables expériences, n'a plus retrouvé dans les tubes séminifères dégénérés qu'une seule couche de cellules épithéliales columnaires. De même, chez le vieillard, il ne constate plus que ces mêmes cellules, longues et coniques, au sein des canalicules séminifères dont les parois, très épaissies, finissent par se transformer en simples cordons fibreux.

Mentionnons enfin les expériences de **Morpurgo** et de **Grandis** à propos de l'action d'une inanition prolongée sur la glande séminale. **Morpurgo** (17), d'accord avec **Miescher** (18), montre que, pendant l'inanition, le processus physiologique de

néoformation cellulaire continue; **Grandis** (19), qui a expérimenté sur des Pigeons tenus à jeun à l'obscurité, arrive à des conclusions opposées : les éléments séminaux dégénèrent par ordre de croissance, les spermatozoïdes d'abord, puis les éléments de la couche centrale, enfin ceux de la couche moyenne; les cellules qui forment la couche la plus externe résistent le plus longtemps. A propos des stades ultimes de l'atrophie testiculaire due à l'inanition prolongée, il signale un fait intéressant : « Toute différence cesse entre les cellules du testicule, et les sections des canalicules ont l'aspect des sections faites dans le testicule des animaux jeunes ». Dans son mémoire, rien ne fait prévoir cette conclusion, et il n'avance aucune donnée morphologique justifiant l'exactitude de ce parallèle.

Ch. Mathieu (20), en étudiant la structure du tube séminifère dans un testicule sarcomateux, suit de proche en proche la disparition des éléments sexuels d'une façon plus rigoureuse que les auteurs précédents. Il décrit l'épaississement progressif de la membrane propre du tube en voie d'atrophie, la disparition successive des cellules séminales qui « reproduisent en sens inverse le cycle de leur genèse ». Derniers représentants de l'épithélium séminal, les cellules de Sertoli peuvent, avant de disparaître, présenter une phase d'activité amitotique remarquable.

En général, l'atrophie du testicule n'a été étudiée que d'une façon incidente et les altérations de la spermatogenèse, les manifestations cytologiques dégénératives qui se passent dans les cellules séminales ont à peine été effleurées.

Exposé des faits.

1. Le testicule d'un Cobaye, sacrifié seize jours après la résection partielle du canal déférent, présente un volume un peu moindre que le volume du testicule normal; sa consistance est aussi un peu moins ferme et élastique. A l'examen histologique, les tubes possèdent, pour la plupart, leur structure caractéristique; je n'y ai pas constaté l'hyperactivité momentanée décrite par **Brissaud** (13), à propos de Lapins placés d'ailleurs dans des

circonstances particulières, puisqu'ils cohabitaient avec des femelles. Certains tubes nous offrent les signes d'une dégénération active de leur épithélium; les uns ne possèdent plus de spermatides, ni de spermatocytes; les derniers représentants de ces éléments sont constitués par un protoplasma généralement condensé en une sphère hyaline et un noyau en chromatolyse. Quelques rares canalicules sont déjà considérablement diminués de diamètre et ne renferment plus qu'une bordure de spermatogonies entre lesquelles les cellules de Sertoli occupent leur situation normale.

2. Un Cobaye, sacrifié trente jours après la même opération, possède des testicules dont l'atrophie est déjà très avancée. L'épididyme ne paraît pas avoir changé de volume. A l'examen histologique, à un grossissement faible, ce qui frappe tout d'abord, c'est la distribution des tubes dégénérés et plus ou moins vides de leur contenu. Ces tubes sont disposés généralement par groupes, et présentent une similitude évidente dans leur aspect et dans le nombre et la qualité des éléments qu'ils renferment. La plupart des canalicules semblent avoir conservé leur épithélium normal (fig. 1, *a*). Dans les uns, on trouve des spermatogonies, des spermatocytes, des spermatides nouvellement issues de la division des spermatocytes de la génération précédente; on n'y voit plus de spermatozoïdes dont on constate les restes dégénérés dans la lumière du canalicule. On n'y observe pas de mitoses aux stades monaster ou dyaster; le stade spirem se rencontre toujours dans les noyaux de presque tous les spermatocytes; mais ce stade ne doit pas être considéré comme la caractéristique morphologique d'un mouvement actif de cinèse; sitôt après la formation de ces cellules, la chromatine de leur noyau se dispose en peloton lâche et peut demeurer longtemps dans cet état. L'activité spermatogénétique est complètement disparue de ces testicules.

Beaucoup de canalicules nous montrent une diminution considérable de leur calibre; dans les uns, les spermatides ont disparu, en laissant à leur place quelques représentants défigurés. Ce sont les spermatides en voie de transformation en spermatozoïdes qui semblent le plus sensibles au processus dégénératif;

quand leurs noyaux commencent à prendre un aspect piriforme et homogène et à se diriger dans les espaces intercolumnaires pour former la figure désignée sous le nom de spermatoblaste d'Ebner, ils deviennent alors particulièrement sensibles à la nécrobiose. On n'en trouve plus à ce stade de leur évolution dans le testicule que nous étudions. Au contraire, on rencontre fréquemment des spermatides jeunes, caractérisées par un nucléole unique et volumineux, et des spermatides un peu plus âgées, dont le nucléole fragmenté se dissocie en un réseau chromatique lâche qui remplit irrégulièrement un noyau clair, augmenté de volume. On observe assez souvent deux ou plusieurs noyaux de spermatides dans un même cytoplasma, figurant ainsi des masses polynucléées et volumineuses, isolées au milieu du canalicule.

Dans un certain nombre d'autres canalicules, la disparition des spermatides est consommée; on n'en voit plus que quelques reliquats au centre de la lumière du tube, au sein d'une masse granuleuse cytoplasmatique, qui renferme également des fragments chromatiques informes, issus de la dégénérescence des spermatozoïdes, des spermatides et de quelques noyaux de spermatocytes, caractérisés par la disposition pelotonnée de leurs chromosomes. Il ne subsiste plus qu'un ou deux rangs de spermatocytes, des spermatogonies et des cellules de Sertoli. Si nous examinons les cellules qui bordent la face interne de la membrane propre, nous voyons que les cellulles de Sertoli commencent à manifester par places une certaine activité prolifératrice. Elles se divisent amitotiquement dans un tube ou un groupe de tubes voisins. Sur la plupart de ces cellules on aperçoit une ligne foncée et nette, dirigée suivant son grand axe, indice de la coupure qui doit ultérieurement séparer la cellule mère en deux cellules filles. Ce phénomène peut d'ailleurs commencer à se manifester dans les tubes qui possèdent encore tous leurs éléments; si on examine les cellules de Sertoli qui bordent la face interne de leur membrane propre, on remarque souvent que certains noyaux sont plus volumineux que tous les autres et montrent un début d'activité amitotique. Les noyaux voisins possèdent les mêmes caractères, qui vont d'ailleurs en

s'atténuant au fur et à mesure qu'on s'éloigne des noyaux les plus caractéristiques, de telle sorte que toutes les autres cellules de Sertoli qui remplissent le tube nous paraissent parfaitement normales. Nous avons donc là des séries d'amitoses localisées à un segment de la circonférence canaliculaire. Les cellules interstitielles du testicule peuvent montrer des lignes foncées semblables à celles qu'on remarque sur les noyaux des cellules de Sertoli, et cela toujours dans le voisinage des nids d'amitoses intracanaliculaires.

La division directe des cellules de Sertoli se fait donc par régions distinctes; elle peut débuter avant la disparition de l'épithélium séminal, dès la cessation du processus spermatogénétique.

Un certain nombre de canalicules, rares d'ailleurs, ne montrent plus qu'une seule rangée d'éléments (fig. 1, *d*, *e*) ; la plupart ne renferment que des cellules de Sertoli parmi lesquelles subsistent encore quelques spermatogonies.

Sur quelques tubes coupés longitudinalement sur une certaine étendue de leur parcours, on peut remarquer que la disparition des éléments séminaux se fait avec une rapidité bien différente suivant les régions canaliculaires. Dans la fig. 2, par exemple, la partie gauche du tube renferme encore des spermatogonies, des spermatocytes et un certain nombre de spermatides en voie de dégénération; la partie droite, au contraire, ne possède plus que des cellules de Sertoli et quelques spermatogonies. Ce phénomène doit être en relation avec l'état de la spermatogenèse au niveau considéré. Comme Ebner (21) l'a montré, ce processus s'avance à la façon d'une onde depuis l'extrémité du tube jusqu'à sa terminaison dans les voies efférentes; les différents stades se suivent dans un ordre toujours le même, depuis les stades caractérisés par les trois formes cellulaires de la lignée séminale jusqu'aux stades immédiatement antérieurs, caractérisés par des spermatides en voie de métamorphose déjà avancée. On conçoit dès lors que deux territoires canaliculaires successifs, possédant le premier des cellules séminales jeunes, c'est-à-dire récemment issues de la division des cellules de la génération précédente, le deuxième des

spermatides en voie de transformation en spermatozoïdes, éléments très peu résistants, comme nous l'avons dit plus haut, ce deuxième territoire pourra nous offrir un aspect dégénératif très avancé, tandis que le premier sera encore relativement voisin de son état normal.

En résumé, dans le testicule que nous étudions, la plupart des tubes sont encore très voisins de l'état normal, la disparition des éléments séminaux en général se fait par régions testiculaires, les éléments les plus âgés et les plus avancés dans la voie des métamorphoses qu'ils doivent subir disparaissent tout d'abord; la dégénérescence frappe les cellules sexuelles en suivant l'ordre inverse de leur genèse, fait signalé par **Grandis** (19) et **Ch. Mathieu** (20); les spermatogonies et les cellules de Sertoli subsistent comme ultimes représentants de l'épithélium séminal, ces cellules de Sertoli pouvant présenter dans certains tubes une activité amitotique plus ou moins intense qui débute quelquefois dès la cessation de l'activité spermatogénétique.

3. Je n'insisterai pas sur les modifications macroscopiques et microscopiques présentées par les testicules de Cobayes sacrifiés après cinquante-deux et soixante jours d'expérience, ces modifications restant en général semblables à celles qui viennent d'être décrites, et n'en différant que par l'intensité plus grande du processus de dégénération et par le nombre plus considérable des tubes à peu près vides de leur épithélium.

4. J'insisterai plus sur les testicules d'un Cobaye sacrifié après soixante-dix-huit jours d'expérience. Leur volume est environ égal au tiers du volume d'un testicule normal. A l'examen microscopique, on remarque immédiatement que les tubes séminifères ont un diamètre assez considérablement réduit, que leur épithélium présente partout des signes avancés de dégénérescence et que les différents territoires testiculaires n'offrent pas le même aspect dégénératif. Ce dernier caractère est très net dans l'organe que nous étudions.

En général, dans la plus grande partie de la glande, le processus dégénératif est semblable à celui que j'ai décrit dans le testicule examiné après trente jours d'expérience. Certains tubes possèdent encore toutes leurs cellules séminales, et dans

ce cas, ce sont toujours des cellules jeunes qu'on observe; la plupart des canalicules ne renferment plus que des cellules de Sertoli, parmi lesquelles on constate encore quelques rares spermatogonies. Dans d'autres conditions, les spermatogonies subsistent au contraire en grand nombre. Si nous nous reportons à la figure 3, nous voyons contre la face interne du canalicule une rangée de spermatogonies, des cellules de Sertoli aplaties latéralement par la pression de ces éléments, des cellules à noyau volumineux et à protoplasma abondant (fig. 3, *sp.*). Il est facile de se rendre compte que ces spermatogonies sont des éléments jeunes. Dans le stade spermatogénétique qui suit la multiplication des spermatocytes et leur transformation en spermatides, et dans les stades immédiatement suivants, les spermatogonies qui viennent de se diviser pour remplacer les spermatocytes disparus sont alors plus nombreuses; elles possèdent un noyau clair, rempli de fines granulations chromatiques parmi lesquelles on remarque un ou deux nucléoles; le protoplasma peu abondant renferme un Nebenkern et un ou deux corpuscules centraux rarement bien visibles. Au fur et à mesure que cet élément vieillit, son noyau se remplit de granulations chromatiques, et les chromosomes deviennent peu à peu distincts. C'est à deux tubes renfermant des spermatogonies jeunes, avant la chromatisation progressive de leur noyau, que répond la figure 3. Dans ce cas également, la jeunesse des cellules est une condition favorable de résistance.

Nous avons vu que, parmi ces éléments, on remarquait plusieurs cellules très volumineuses. La figure 4 représente quelques-unes de ces cellules. A gauche de la figure, on voit en *a*, *b*, *c*, des spermatogonies au début de la chromatisation de leur noyau; *s*, *s*, figurent des cellules de soutien. Les trois grandes formations de droite possèdent un noyau nettement délimité par une membrane d'enveloppe, parcouru par un réseau très délicat dont les mailles sont remplies de granulations chromatiques et achromatiques très fines, parmi lesquelles on remarque deux ou trois nucléoles. Ces noyaux sont beaucoup plus volumineux que les noyaux des spermatogonies normales. Le protoplasma est hypertrophié quelquefois d'une façon très considérable; il

renferme souvent une tache plus sombre qui représente le Nebenkern (fig. 4, *n*), et rarement un corpuscule central (*cc*). Je dirai tout de suite que ces cellules rappellent, par leur taille considérable, par leur grand noyau clair, peu chromatique, par leurs nucléoles qui retiennent peu énergiquement les matières colorantes basiques, par l'abondance de leur cytoplasma, les grandes cellules sexuelles ou ovules mâles des périodes embryonnaire et jeune du testicule. On constate d'ailleurs tous les stades de transition entre ces cellules vraiment gigantesques et les spermatogonies normales du testicule adulte, et il est facile de se convaincre que ce sont les spermatogonies jeunes qui augmentent ainsi progressivement de volume pour donner naissance aux formations que nous venons de décrire.

A côté de ces tubes où on remarque une régression progressive et lente des cellules séminales, on voit tout un territoire testiculaire où le processus spermatogénétique a conservé en partie son activité. Dans ce territoire, les canalicules renferment toutes les formes cellulaires de la lignée séminale, mais leur diamètre est beaucoup moindre que le diamètre des canalicules normaux; les éléments y sont moins nombreux et disposés sans ordre; beaucoup montrent des signes de dégénérescence et les spermatides aboutissent à des produits monstrueux. Dans certains canalicules, on peut observer des mitoses quelquefois assez nombreuses, mitoses dont un certain nombre paraissent normales, les autres paraissant, au contraire, atypiques et en voie de dégénération. Fait intéressant, les noyaux des cellules de Sertoli ne présentent aucun signe de division amitotique dans les tubes où les cellules séminales se multiplient par caryocinèse, comme si leur activité dépendait de l'activité spermatogénétique et était maîtrisée par elle.

Voici donc deux régions testiculaires bien dissemblables par leur manière d'être morphologique et physiologique; un troisième territoire va nous offrir certaines modifications également très intéressantes. Ce territoire, à un faible grossissement, paraît composé d'une trentaine de tubes dont le diamètre est égal au quart ou au cinquième du diamètre canaliculaire normal. La figure 7 nous montre la section de trois de ces canalicules. Le

tube supérieur *a* renferme des noyaux ovalaires, caractérisés par un volumineux nucléole situé ordinairement en son milieu; les tubes *b* et *c* renferment des noyaux arrondis ou ovalaires comme les précédents, mais ces noyaux sont polynucléés et peuvent contenir 4 à 5 nucléoles. C'est surtout au centre de cette région testiculaire qu'on rencontre des tubes tels que *b* et *c*. Si l'on observe les canaux séminifères qui se trouvent à la périphérie du territoire en question, on remarque que certains d'entre eux renferment encore, outre des cellules de Sertoli, quelques spermatogonies et, dans certains cas, quelques spermatocytes isolés dans la lumière canaliculaire. Ces cellules de Sertoli possèdent leur forme et leur nucléole caractéristiques.

Étudions tout d'abord la structure normale de ces éléments afin de pouvoir suivre les transformations qu'ils subiront dans la suite. Leur nucléole représente une formation assez complexe. D'après **F. Hermann** (22), il est composé d'un ou deux globules très chromatiques colorés par la safranine et d'une autre partie sphérique non colorée par le même réactif. Cette deuxième partie est accolée intimement à la première. D'autres auteurs ont signalé cette double constitution du nucléole : **Flemming** (23), dans la tache germative de l'œuf d'*Anodonta*, chez *Tichogonia polymorpha* ; **R. Hertwig** (24), **Leydig** (25), chez quelques Invertébrés à propos du nucléole de l'œuf; **Platner** (26), dans la tache germinative de l'œuf d'*Arion empiricorum*; **Lœnnberg** (27), dans les cellules du foie de beaucoup de Mollusques et chez *Astacus* ; **V. Rath** (28), dans les cellules de foie des Mollusques, Crustacés, Amphibiens, dans les cellules de soutien du testicule, et de temps en temps dans les vraies cellules sexuelles. **Sanfelice** (29) a vu les mêmes aspects dans les cellules de Sertoli, mais les décrit comme un nouveau mode de caryocinèse.

F. Hermann (22) représente la partie accessoire du nucléole sous la forme d'une masse sphérique et incolore. Cependant, cette masse n'est pas achromatique, car elle se teint en rouge vif par la safranine et en gris foncé par l'hématoxyline, mais moins vigoureusement toutefois que la portion sphérique du nucléole. Ce qui met hors de doute sa nature chromatique particulière, c'est la coloration qu'on obtient quand on traite des

coupes d'objets fixés à l'aide du formol picrique par une solution aqueuse saturée de bleu de toluidine. Dans certaines conditions que je n'ai pu déterminer, ce corps se colore en bleu avec une intensité remarquable, spécifique pour ainsi dire, l'autre partie nucléolaire ayant retenu le colorant d'une façon beaucoup moins intense. D'autre part, **F. Hermann** (22) le décrit et le figure comme une sphère parfaite. Quand la cellule de Sertoli est en pleine activité mitotique, comme dans la figure 6 par exemple, le corps juxtanucléolaire paraît à peu près régulièrement hémisphérique ; mais dans les tubes séminifères normaux du Cobaye, il offre un aspect particulier et différent de la description qu'en donne **Hermann** (22), chez la Souris. A un très fort grossissement, il paraît constitué par des grains chromatiques rassemblés en un amas allongé et plus ou moins rectangulaire. Il est généralement unique; mais il n'est pas rare de compter deux ou trois masses semblables dans le même noyau; jamais on ne le voit appliqué intimement contre le globule chromatique dont il est au contraire séparé par un très faible intervalle. Pour ne rien préjuger de sa nature ni de sa signification, nous le désignerons dans la suite sous le nom de « corps juxtanucléolaire ». De ce système nucléolaire partent quelques rares tractus chromatiques qui viennent pour la plupart se continuer avec la membrane d'enveloppe du noyau.

Telle est la constitution du noyau de la cellule de Sertoli normale, et aussi des noyaux qu'on observe à l'intérieur de certains tubes séminiferes dans la région dégénérée que nous étudions. Seulement ces noyaux, au lieu d'être plus ou moins aplatis ou polyédriques, sont régulièrement arrondis ou ovalaires. Il faut en rechercher la cause dans la disparition de la pression qu'exercent sur leurs faces, à l'état normal, les éléments séminaux proprement dits; mais à côté de cette action mécanique, il faut admettre un certain réveil de leur déterminisme qui s'oriente dans un sens particulier. La suppression de l'action mécanique de compression ne suffit pas pour inciter ces éléments à reprendre un aspect arrondi ou ovalaire. Dans le plus grand nombre des canalicules parvenus au terme ultime de la dégénérescence des cellules séminales, ils conservent leur forme

irrégulière et pour ainsi dire chiffonnée. Cette forme est loin d'être en relation avec une déchéance quelconque de leur activité vitale, laquelle, dans certains tubes, se manifeste au contraire par une activité amitotique exubérante. L'étude des éléments qu'on trouve dans les tubes voisins va nous permettre de saisir la finalité de ces transformations. Ces éléments nous présentent les différents stades d'une fragmentation plusieurs fois répétée de tout cet appareil nucléolaire. Les uns nous montrent deux nucléoles flanqués chacun d'une ou de plusieurs petites masses hémisphériques, réfringentes et teintées en rose pâle; lors des mouvements intranucléaires, les corps juxtanucléolaires contractent des rapports plus intimes avec les vrais nucléoles, deviennent plus réfringents et moins colorables, s'accolent à leur substance, se divisent à leur suite, et les accompagnent dans leurs migrations. Après plusieurs divisions répétées, ces noyaux contiennent un certain nombre de nucléoles, cinq ou six généralement, situés en plein caryoplasma ou contre la membrane d'enveloppe.

A un plus faible grossissement, tous ces noyaux paraissent disposés sans ordre dans une masse plasmatique indivise qui revêt sur une certaine épaisseur la face interne des canalicules séminifères; on a ainsi sous les yeux un véritable blastème. Or cet aspect, aussi bien que la structure cytologique de ces noyaux, rappelle d'une manière frappante la constitution des tubes séminifères embryonnaire et jeune, hormis la présence des grandes cellules sexuelles. L'étude de la formation ontogénétique des noyaux de Sertoli aux dépens des cellules épithéliales va confirmer la légitimité de ce rapprochement.

Les cellules folliculeuses de La Valette Saint-George ou cellules épithéliales sont représentées par des noyaux ovalaires, clairs et peu colorés par les réactifs basiques, entourés d'une membrane extrêmement délicate, dans le caryoplasma desquels on distingue quelques tractus chromatiques formés par la juxtaposition de microsomes minuscules, de fines granulations colorées par les réactifs acides, et surtout trois à six nucléoles environ, réceptacles de la potentialité chromatique du noyau, et dont la double constitution est identique à celle que je décrivais tout à

l'heure. Ils sont plongés dans une masse plasmatique indivise qui remplit le tube séminifère jeune.

Suivons maintenant le processus de formation de la cellule de Sertoli. Si l'histoire du développement des spermatogonies est entourée de difficultés de toute sorte, il n'en est pas de même de la cellule de Sertoli dont on peut suivre pas à pas la différenciation dans un testicule de jeune Cobaye, âgé par exemple de quinze à vingt jours. On constate que les nucléoles se fusionnent successivement les uns avec les autres, et forment ainsi deux ou trois globules plus volumineux; le caryoplasma devient plus clair, comme si la plupart des fins microsomes chromatiques qu'il renfermait s'étaient amalgamés à la substance nucléolaire. Puis, ces globules chromatiques quittent la face interne de la membrane nucléaire, se dirigent vers le centre du noyau, se réunissent les uns avec les autres, le plus souvent en une seule masse sphérique et ampullaire. Les différents corps juxtanucléolaires suivent le même processus, se rassemblent en une masse chromatique qui prend place à côté du ou des nucléoles vrais au centre de l'élément. Peu à peu, le noyau ainsi transformé se rapproche de la face interne du tube séminifère où il prendra sa place définitive. Comme on le voit, c'est précisément un phénomène d'ordre inverse qu'on observe sur les cellules de Sertoli des canalicules dégénérés que nous examinions tout à l'heure.

Parmi ces canalicules, quelques-uns renferment encore des spermatogonies. Disons tout d'abord qu'elles offraient le type classique de ces éléments quand ils sont nouvellement issus de la division mitotique de leur cellule mère; leur noyau, entouré d'une membrane nette, renferme un caryoplasma finement granuleux, avec deux ou trois nucléoles en général accolés à la membrane d'enveloppe. Leur cytoplasma est peu abondant, et renferme un Nebenkern sombre, ovalaire, hémisphérique ou en forme de calotte. Dans quelques-unes de ces cellules on constate les phénomènes suivants : leur caryoplasma paraît devenir plus clair, les granulations chromatiques se fusionnent les unes avec les autres et avec les nucléoles préexistants, peuvent même former d'autres nucléoles plus petits et très colorés. A ce stade de leur transformation, alors qu'elles sont encore nettement

catégorisables en tant que spermatogonies par leur cytoplasma et leur membrane cytoplasmatique, les nucléoles ont gagné la double constitution chromatique et le noyau l'aspect clair qui caractérisent les nucléoles et le noyau de la cellule épithéliale embryonnaire. Puis, peu à peu, protoplasma et membrane disparaissent, et mettent en liberté le noyau qu'ils contenaient, dès lors parfaitement identique au noyau de la cellule épithéliale embryonnaire. Cette observation, je n'ai pu la faire qu'un nombre de fois trop limité pour l'affirmer sans certaines réserves, n'ayant obtenu qu'un seul testicule où ce phénomène remarquable de rajeunissement des diverses espèces sexuelles était constatable, et cela dans une seule région glandulaire.

Rappelons-nous aussi que certaines spermatogonies voient leur substance nucléaire et protoplasmique augmenter de volume d'une façon considérable. Ce phénomène est à mettre en regard des transformations décrites plus haut, et la comparaison de ces processus nous aide à en admettre le parallélisme et à considérer ces cellules gigantesques et les grandes cellules sexuelles, non seulement comme des formes cellulaires morphologiquement identiques, mais comme des formations possédant jusqu'à un certain point la même signification.

Si les cellules de soutien, les spermatogonies peuvent faire retour à la cellule épithéliale, si ces spermatogonies peuvent aussi redonner des éléments analogues aux grandes cellules sexuelles, on est tenté d'admettre l'origine commune de tous ces éléments aux dépens des cellules épithéliales; — opinion contraire à celle d'auteurs considérables, qu'il serait d'ailleurs téméraire d'infirmer sans autres preuves plus solides.

5. Examinons maintenant deux testicules de Cobaye dont les canaux déférents sont restés liés pendant quatre-vingt-sept et quatre-vingt-dix jours.

Ces deux testicules montrent une diminution de volume beaucoup moindre que les organes des animaux ayant subi une résection partielle du canal déférent et tenus en expérience pendant un laps de temps à peu près identique. A l'examen histologique, on observe d'une manière particulièrement nette la dégénération bien localisée de groupes de tubes séminaux; ces tubes

sont presque vides de leur contenu, considérablement diminués de diamètre, et isolés au sein de canalicules garnis de leur épithélium normal. Ce qui est caractéristique dans l'un de ces organes, c'est la présence de certains canalicules renfermant encore des spermatozoïdes et plusieurs rangs de spermatides, dont le plus externe est immédiatement appliqué contre la membrane propre. On n'y constate ni spermatogonies, ni spermatocytes; des éléments qu'on rencontre normalement à ce niveau, il ne reste que des cellules de Sertoli, dont un certain nombre est en voie de division directe. Nous sommes donc en présence d'une collection de tubes, rares d'ailleurs, dans lesquels le phénomène de dégénération a frappé tout d'abord les deux premiers termes de la spermatogenèse et épargné le dernier. En examinant la face interne de la membrane propre, on peut constater quelques épaves défigurées des cellules séminales ayant existé à ce niveau; on voit des spermatogonies à noyau condensé et minuscule et souvent des noyaux de Sertoli en pleine chromatolyse.

Dans un territoire testiculaire voisin, on constate une série de tubes, encore garnis de toutes leurs formes séminales et dont presque tous les noyaux de Sertoli ou bien ont disparu, ou bien sont en voie de dégénérescence. Tel canalicule nous les montre sous la forme de petites masses triangulaires ou polyédriques, uniformément colorées en rouge par la safranine et remplies par la substance chromatique nucléolaire diffusée dans le caryoplasma; tel autre canalicule nous les montre au contraire sous la forme d'éléments clairs, gonflés, remplis de fines granulations rouges issues de la fragmentation de la substance nucléolaire. Cette chromatolyse atteint tout d'abord le corps juxtanucléolaire qui se disperse autour du nucléole vrai; celui-ci ne tarde pas à subir à son tour le même mode dégénératif.

En général, comme l'ont déjà indiqué **J. Griffiths** (16), **L. Stiling** (15), **Ch. Mathieu** (20), on voit la cellule de soutien résister plus longtemps que les éléments nobles du testicule aux phénomènes régressifs qui sont la conséquence de l'arrêt du processus spermatogénétique; bien plus, le plus souvent, la fin du processus spermatogénétique marque pour elle le début d'une

suractivité vitale qui se manifeste par une activité amitotique plus ou moins intense. Dans certains cas, au contraire, dont la causalité est difficile à déterminer, le premier retentissement de cette déchéance fonctionnelle porte sur ces éléments accessoires qui succombent totalement, avant qu'aucun autre représentant de la lignée séminale présente de stigmate morbide.

L'étude de ces testicules nous amène à une autre conclusion ; elle nous fait constater que la rapidité de la dégénérescence de cet organe est en rapport avec le genre et l'importance du traumatisme que l'on fait subir au canal déférent. C'est ce que nous montrera d'une façon beaucoup plus nette encore le résultat des injections de chlorure de zinc dans l'épididyme de ces animaux.

6. Cent deux jours après la résection partielle du canal déférent, le testicule, extrêmement atrophié, est réduit à la grosseur d'un très petit pois. A l'examen histologique, les tubes séminifères extrêmement atrophiés ne renferment plus que des cellules de Sertoli, toujours uninucléolées, et montrant, pour la plupart, des signes de division amitotique par clivage. Les cellules interstitielles paraissent plus nombreuses qu'à l'état normal. Les noyaux des cellules endothéliales qui tapissent la face externe de la membrane propre des canalicules, d'habitude très aplaties, offrent une forme arrondie et dessinent à l'extérieur des canalicules séminifères une couronne de noyaux relativement volumineux et serrés. — A la suite de ces dégénérescences lentement progressives, on ne constate jamais un épaississement notable de la membrane propre.

7. Testicules dans l'épididyme desquels a été injectée une solution de chlorure de zinc au 1/20.

Ces testicules ont été examinés quatre, six, dix et dix-sept jours après l'expérience. Quatre jours et six jours après l'injection d'une gouttelette de liquide sclérogène dans le parenchyme de cet organe, le testicule est ramolli et déjà plus petit que le testicule du côté opposé. L'épididyme, quoique très vascularisé, est rétracté fortement. Tous les tubes séminaux montrent de profondes altérations dans les cellules séminales qu'ils renferment; un certain nombre de ces cellules,

en pleine dégénération, sont rassemblées en paquets informes au milieu de la lumière du canalicule.

Dix jours après l'injection, l'épididyme se présente sous la forme d'une petite masse fibreuse; les tubes testiculaires ne renferment plus que des cellules de soutien, avec quelques spermatogonies et quelques spermatocytes; la plupart des spermatides ont disparu ainsi que les spermatozoïdes.

Dix-sept jours après l'injection, le testicule présente la taille d'un petit pois; l'épididyme est à peine visible sous la forme d'une petite masse adjacente au testicule. Les tubes séminaux sont considérablement diminués de diamètre; la plupart ne montrent plus à leur face interne qu'une rangée de cellules de Sertoli en voie de multiplication directe active; normalement au nombre de quinze ou vingt, on peut dans ce cas en compter trente ou quarante. Parmi ces éléments on constate de loin en loin quelques spermatogonies.

Par conséquent, une injection sclérogène dans l'épididyme détermine une disparition massive et rapide de toutes les cellules de la lignée séminale, une atrophie de la glande aussi considérable une vingtaine de jours après l'injection que celle que l'on observe deux ou trois mois après la résection partielle des canaux déférents.

8. Je n'insisterai pas sur les résultats des injections interstitielles de cultures stérilisées de bacilles tuberculeux, pas plus que sur les lésions anatomo-pathologiques des testicules morveux. Dans le cas d'orchite morveuse, on constate l'inflammation considérable de l'organe, l'afflux énorme de globules blancs, la néoformation de tissu conjonctif jeune dans les espaces intertubulaires, et la disparition en masse des cellules séminales. Chez les animaux ayant survécu cinq jours à l'infection expérimentale, les tubes séminifères, aplatis et déformés, ne présentent plus que des cellules de Sertoli et quelques spermatogonies.

Même résultat dans les testicules atrophiés à la suite de l'injection de cultures stérilisées de bacilles tuberculeux; le processus spermatogénétique s'est peu à peu arrêté dans ces organes où l'on observe une abondante prolifération conjonctive dans

les espaces intertubulaires, la disparition de la presque totalité des éléments séminaux sauf des cellules de Sertoli et un épaississement considérable de la membrane propre. Ce dernier phénomène se remarque également dans les testicules de Cobayes atteints d'épididymite tuberculeuse que nous allons étudier ; il a été signalé par tous les auteurs qui se sont occupés de l'anatomie pathologique du testicule. Les figures 9 et 10, par exemple, nous montrent la forme irrégulière, à bords festonnés que prennent les parois des canalicules atrophiés à la suite d'un tel processus d'irritation chronique de nature tuberculeuse. Là aussi, les derniers éléments qu'on observe dans ces tubes sont les cellules de Sertoli. — Dans les conditions expérimentales comme dans les conditions pathologiques, ce sont ces formations qui subsistent en dernier lieu en tant qu'ultimes représentants de l'épithélium séminal disparu. — Quant à l'épaississement de la membrane propre, il est vraisemblable qu'il est déterminé par l'irritation chronique due à la croissance d'un néoplasme, à la prolifération des bacilles, ou plutôt aux produits solubles qu'ils sécrètent, comme semble l'indiquer le résultat de cette dernière expérience.

9. Les testicules de Cobayes atteints d'épididymite tuberculeuse mesuraient à peine le 1/4 ou le 1/5 d'une glande sexuelle normale ; l'épididyme, augmenté de volume et bosselé, était rempli de matière caséeuse ; sur une section longitudinale de l'organe, on pouvait voir, sauf quelques granulations tuberculeuses dans les régions les plus proches de l'épididyme, que le parenchyme testiculaire paraissait indemne de toute contamination bacillaire. Au microscope, à un faible grossissement, on constate une masse de petits tubes séminifères, à paroi épaissie, séparés les uns des autres par une assez grande quantité de tissu conjonctif jeune, de cellules interstitielles et de globules blancs, et tapissés à leur face interne par une rangée de cellules de Sertoli (fig. 5).

Si nous examinons le contenu de ces tubes à un grossissement plus considérable, on distingue parmi les cellules de Sertoli quelques cellules plus volumineuses (fig. 5, *sp*) qui sont des spermatogonies considérablement hypertrophiées.

Elles possèdent un grand noyau bien arrondi, clair, finement granuleux, sans nucléole ou avec un ou deux nucléoles retenant peu vigoureusement les matières colorantes basiques, un protoplasma homogène, très abondant, muni d'un Nebenkern en croissant (fig. 6, *n*) et quelquefois d'un ou deux corpuscules centraux (*cc*); elles rappellent tout de suite l'habitus des grandes cellules qui ont été décrites précédemment et qui sont représentées dans la figure 4. A côté de ces cellules géantes on remarque des éléments de même forme, mais plus petits, et même des spermatogonies normales; on a ainsi sous les yeux tous les intermédiaires entre les spermatogonies typiques et les formations que nous venons de décrire.

Les noyaux des cellules de Sertoli qui remplissent ces tubes sont régulièremant rangés contre la face interne de la paroi propre, leur grand axe dirigé perpendiculairement contre cette paroi. Ils sont découpés, échancrés de toute part, sillonnés de plis; mais ce qui caractérise la plupart d'entre eux, c'est la présence d'une ligne longitudinale, très accentuée, qui passe par le milieu de l'élément. Leur nombre est considérable et peut s'élever à quarante, cinquante ou soixante dans un même tube, alors que sur la coupe transversale d'un tube séminifère normal on n'en compte que quinze ou vingt.

Les différentes pièces du système nucléolaire normal se rassemblent au centre de ces noyaux en un nucléole unique composé constamment de deux parties, une partie sombre et une partie claire. Les nucléoles arrondis et ampullaires du noyau au repos se condensent en une sphère pleine; on ne constate plus de différence entre la coloration des bords et celle de la région centrale. Le corps juxtanucléolaire, primitivement séparé du nucléole vrai par un faible intervalle, s'accole intimement à la substance de ce dernier; en même temps il perd son aspect irrégulier et granuleux pour se transformer en une masse parfaitement homogène et hémisphérique. Cette condensation de la substance nucléolaire est sans doute en rapport avec les phénomènes d'activité acinétique qui se passent dans ces éléments.

Remarquons en outre que, par le fait même de sa structure,

ce système nucléolaire représente un corps allongé dont le grand axe est en général dirigé parallèlement à l'axe du noyau.

Comment se font ces phénomènes amitotiques? A un examen même superficiel, on voit qu'il s'agit d'une séparation longitudinale de la cellule qui se divise en deux moitiés symétriques, non pas à la suite de l'étranglement classique déterminant la formation entre les deux cellules filles d'un pont substantiel qui s'amincit de plus en plus, mais à la suite d'une fissuration étroite et linéaire.

Ce processus a déjà été constaté par nombre d'auteurs dans les cellules folliculeuses du testicule des Vertébrés inférieurs, et aussi dans beaucoup d'autres éléments. **Sabatier** (30) a décrit un phénomène analogue dans les noyaux du blastème des Crustacés Décapodes. La chromatine de ces noyaux se condense d'abord en grains; ces grains se « pulvérisent » ensuite en fines particules chromatiques qui se dispersent dans tout le noyau; une partie de cette poussière chromatique se rassemble au milieu de l'élément en une bande foncée qu'il désigne sous le nom de voie lactée nucléinienne; puis ces fines particules s'orientent en deux couches parallèles entre lesquelles se trouve une plaque de caryoplasma. C'est au niveau de cette plaque que ce fera la division de la cellule mère en deux cellules filles, à la suite d'un glissement des deux noyaux filles l'un sur l'autre. Il désigne ce phénomène sous le nom de clivage.

Loewit (31) avait déjà constaté le même processus dans les cellules du sang de l'Écrevisse, dont le noyau se diviserait à la suite d'un étranglement ou à la suite de la formation d'une plaque nucléaire. **Vom Rath** (28) décrit le même genre d'amitose dans les cellules glandulaires d'*Anilocra mediterranea*, dans les cellules du foie et du pancréas de *Porcellio scaber*, dans les cellules folliculeuses du testicule d'*Astacus*, d'*Helix pomatia*, et de *Salamandra maculosa*. Le noyau qui va se diviser montre tout d'un coup une ligne pâle qui s'étend d'un pôle de la périphérie au pôle opposé; puis bientôt à sa place apparaissent deux séries de grains parallèles qui limitent entre elles une plaque de caryoplasma au niveau de laquelle se fera la division du noyau.

Dans les cellules de Sertoli du testicule des Mammifères on constate un fait analogue. Un très grand nombre de noyaux montrent à leur surface une double rangée de très fins microsomes, rectiligne ou légèrement sinueuse. Je n'ai pu saisir sur ces cellules les phénomènes de condensation et de pulvérisation chromatique décrits par **Sabatier** (30).

Sur des sections tangentielles de ces tubes séminifères, il est fréquent de constater des cellules coupées perpendiculairement à leur grand axe, et, en comparant l'aspect dans le sens longitudinal et l'aspect en coupe transversale de ces éléments, il m'a semblé qu'il s'agissait d'un enfoncement linéaire de la membrane nucléaire; ou bien, s'il s'agit d'une plaque nucléaire formée dans le caryoplasma et limitée par deux plans de microsomes, cette plaque partirait de la périphérie du noyau pour pénétrer progressivement dans sa profondeur et le séparer ensuite en deux moitiés (fig. 6).

Au moment où débute ce phénomène de clivage, on constate que le nucléole chromatique s'allonge peu à peu et se divise en deux fragments. Cette séparation commence vers le milieu d'une des faces latérales du nucléole qui s'entr'ouvre peu à peu; le corps juxtanucléolaire prend place dans cet espace cunéiforme; puis les deux nucléoles se séparent et le corps juxtanucléolaire se divise ensuite, chaque moitié restant accolée intimement à la masse correspondante du nucléole vrai. Tout d'abord les nucléoles filles se meuvent parallèlement à l'axe du noyau, chacun d'eux se dirigeant vers un des deux pôles nucléaires; quand la fissuration du noyau paraît arriver vers le centre de l'élément, ils se dirigent l'un à droite, l'autre à gauche dans la moitié nucléaire correspondante; la séparation de ces deux moitiés se fait en dernier lieu par une sorte de clivage qui met en liberté deux noyaux à peu près symétriques. Comme on le voit, le plan de division du nucléole est perpendiculaire à l'axe du noyau, la fissuration nucléaire est au contraire parallèle à cet axe, par conséquent le plan de division du nucléole et le plan de division du noyau sont perpendiculaires entre eux.

Comme le fait observer **V. Rath** (28), alors que la plaque

nucléaire principale est très développée, il peut se former en différents endroits d'autres fissures qui sillonnent la surface du noyau et lui donnent un aspect découpé et très irrégulier (fig. 6).

Ce n'est pas seulement dans la cellule de Sertoli qu'on constate un tel phénomène; au voisinage des tubes séminifères où l'activité prolifératrice de ces éléments est particulièrement manifeste, il n'est pas rare de constater un certain nombre de cellules interstitielles du testicule montrant des plaques nucléaires extrêmement nettes; elles paraissent subir le contrecoup du processus acinétique intense qui se passe dans leur voisinage immédiat.

Conclusions et considérations générales.

1. D'après ce que nous venons de voir, il n'y a rien de fixe dans la rapidité de la régression expérimentale testiculaire; cette rapidité dépend de la variété du traumatisme qu'on lui fait subir, ou que l'on fait subir à ses annexes.

La ligature simple du cordon, par exemple, détermine dans la glande une dégénérescence moins prononcée après plusieurs mois d'expérience que la dégénérescence consécutive à la résection d'un fragment du canal déférent deux à trois semaines après cette opération.

De même la sclérose en masse de l'épididyme, à la suite d'une injection interstitielle de chlorure de zinc, amène une atrophie du parenchyme testiculaire aussi complète deux à trois semaines après cette injection que celle qu'on obtient trois à quatre mois après la résection d'une portion du canal déférent.

2. Quelle est la marche histologique générale de ce processus régressif? Comme l'a indiqué **Ch. Mathieu** (20), les diverses formes cellulaires qui représentent l'épithélium séminal disparaissent successivement et par ordre « en reproduisant en sens inverse le cycle de leur genèse ». Les éléments qui subsistent en dernier lieu sont les cellules de Sertoli. Mais ce fait n'est pas constant. Nous avons vu que, dans certaines circonstances difficiles à déterminer, la dégénération avait débuté par les cellules de Sertoli, atteint successivement les spermatogonies, puis les

spermatocytes et ménagé les spermatides, qui, dans ce cas, représentaient seules l'épithélium séminal.

3. Les cellules jeunes, nouvellement formées aux dépens de leurs cellules mères, résistent plus longtemps que les cellules vieilles, dont l'évolution avancée les rapproche du moment où elles vont se transformer en un autre type cellulaire. Ce fait est très manifeste sur les spermatides et sur les spermatogonies.

4. Dans certains cas de régression lente à la suite de la résection partielle du canal déférent, les phénomènes ultimes qui se passent dans les organes dégénérés sont plus complexes. La dégénérescence se fait par régions testiculaires ; chacune de ces régions peut subir un mode régressif différent : dans chacune d'elles, certaines catégories cellulaires peuvent présenter en bloc les mêmes manifestations pathologiques. J'essayerai tout à l'heure d'interpréter ces cas intéressants.

5. Les spermatogonies peuvent reprendre la forme et la structure des œufs primordiaux, et les cellules de Sertoli se transformer en cellules épithéliales. Je rappellerai également que j'ai vu des spermatogonies subir la même métamorphose. Bien que je n'aie avancé ce dernier fait qu'avec réserves, l'ensemble de ces processus m'a fait pencher vers l'opinion des auteurs qui admettent l'origine commune de tous les éléments séminaux aux dépens des cellules épithéliales.

6. Dans les cas d'atrophie testiculaire consécutive à la sténose expérimentale du canal déférent, on ne constate jamais d'épaississement de la membrane propre des tubes séminaux. Cet épaississement, signalé dans les organes pathologiques, paraît être dû à une réaction locale contre une irritation chronique de la glande. Les produits solubles microbiens semblent être un des principaux facteurs de cette réaction.

7. Nous avons vu que les cellules de Sertoli, lors de l'arrêt de la spermatogenèse, offrent une phase d'activité amitotique remarquable. Ces divisions directes se font par un mode particulier de clivage, phénomène qui avait été observé sur des formations analogues chez les Vertébrés inférieurs et chez les Invertébrés, et que les observations précédentes permettent d'étendre au testicule des Mammifères.

8. La constatation de ces divisions acinétiques permet d'infirmer l'opinion des auteurs qui voient dans la cellule de Sertoli un élément de soutien, toujours fixe et quiescent. Je les ai constamment désignées sous le nom de cellules de Sertoli, pour ne rien préjuger de leur fonction ni de leur signification.

Revenons aux modifications régressives présentées par les testicules atrophiés à la suite de la résection partielle de leur canal déférent, modifications que j'ai résumées en quelques mots dans la conclusion n° 4. Ce qui frappe le plus l'observateur qui étudie des coupes de glande séminale soumise à l'expérience précédente, c'est la différence de structure qui existe entre les diverses régions glandulaires qu'il a sous les yeux. A un grossissement très faible, on voit souvent un groupe de canalicules séminifères de faibles dimensions et presque vides de leur contenu épithélial, encadrés par des tubes qui paraissent au contraire bourrés d'éléments bien ordonnancés et indemnes de toute dégénération. C'est ce qu'on constate, par exemple, dans un testicule dont le canal déférent est resté lié pendant quatre-vingt-dix-sept jours. — Dans le testicule examiné après soixante-dix-huit jours d'expérience, nous avons vu qu'on y constatait des territoires testiculaires en général plus mal délimités que celui dont il s'agissait tout à l'heure, mais qui, néanmoins, se différencient profondément l'un de l'autre au point de vue des résultats ultimes de leur involution régressive. Dans l'un de ces territoires, le plus grand nombre des tubes séminifères nous montrent une disparition progressive des éléments séminaux qui disparaissent par ordre, les plus perfectionnés les premiers. Parmi ces tubes, les uns possèdent des cellules de Sertoli en pleine activité amitotique; les autres présentent des spermatogonies en grand nombre entre lesquelles les cellules de Sertoli restent absolument quiescentes. — Dans une deuxième région testiculaire, l'aspect se modifie tout à fait, il s'agit ici de tubes qui renferment, quoique en moindre quantité qu'à l'état normal, tous les divers représentants de la lignée séminale et qui aboutissent à des spermatozoïdes monstrueux; quelques mitoses indiquent par places la continuation de l'activité spermatogéné-

tique. — Dans une autre région testiculaire enfin, on remarque un groupe de tubes de dimensions exiguës, remplis de cellules de Sertoli et de noyaux ovalaires plurinucléolés, cytologiquement comparables aux cellules folliculeuses de l'embryon. Il existe donc une assimilation morphologique entre les différents tubes qui forment ces territoires testiculaires, et chacun de ces territoires diffère essentiellement des voisins par le type de son involution dégénérative.

Mais étudions de plus près la signification de ces processus. A ce propos, faisons remarquer que, mieux que toute autre partie de l'économie, le testicule est susceptible de fournir la traduction cytologique de toute modification fonctionnelle et de toute perturbation expérimentale ou pathologique : des nombreuses métamorphoses qui transforment sans cesse les éléments testiculaires, la cytologie nous livre bien des modalités et cela parce que toute mise en jeu du mécanisme de ces éléments se traduit par une modification profonde de ses parties constitutives, surtout du noyau, l'Idioplasma de Weismann, le précieux support des propriétés héréditaires.

Dans les grandes régions testiculaires dont nous parlions tout à l'heure, nous trouvons de distance en distance des groupes de cellules dont les constituants offrent tous le même habitus pathologique. Il semble que tout phénomène vital, caractérisé par un cachet morphologique particulier, se retrouve dans beaucoup d'éléments voisins avec le même caractère morphologique; il s'y retrouve avec des signes d'intensité décroissante, et cela sur des formations de même catégorie le plus souvent, mais non pas toujours. Il s'agit là comme de sphères d'influences morphogènes pouvant s'exercer sur des régions plus ou moins étendues et sur une ou plusieurs catégories cellulaires. Prenons quelques exemples. Dans la portion du testicule dégénéré encore en voie d'activité spermatogénétique, nous voyons tous les éléments d'un tube ou de deux ou trois tubes voisins au même degré de dégénération; nous voyons les mitoses des spermatocytes, quelques amitoses des spermatides localisées dans une collection d'éléments cellulaires voisins; nous constatons des clivages sur les cellules de soutien, par séries d'éléments qui

occupent seulement un segment de la circonférence canaliculaire, la cellule centrale de cette série offrant un stade acinétique plus net que les cellules éloignées. — Dans l'autre région testiculaire où la dégénération n'a laissé subsister que des spermatogonies et des cellules de Sertoli, ces cellules de Sertoli montrent une activité amitotique exubérante dans certains tubes ; dans d'autres, elles demeurent quiescentes parmi les spermatogonies restées en grand nombre ; quelques-uns de ces derniers éléments peuvent présenter un développement considérable de leur noyau et de leur protoplasma, avec tous les intermédiaires entre ces formations énormes et les spermatogonies normales ; dans les espaces intertubulaires, au voisinage des tubes dont les cellules de Sertoli sont en pleine activité amitotique, cette même activité amitotique peut se manifester sur quelques cellules interstitielles, que l'on voit striées en long par la double ligne caractéristique de la division par clivage, comme si la même idéation pour le même mode d'activité reproductrice s'emparait des seconds éléments à la suite des premiers. — Dans le territoire testiculaire dont les canalicules renferment des cellules de Sertoli et des cellules épithélioïdes polynucléolées, nous suivons toutes les étapes intermédiaires de passage entre les premières et les secondes, étapes qui, en général, se font par canalicule ou groupe de deux ou trois canalicules en allant de la périphérie vers le centre du territoire en question.

De même, dans le testicule jeune, les mêmes phénomènes dégénératifs s'observent sur des catégories d'éléments qui montrent des signes évidents d'une involution parallèle. J'ai déjà indiqué ce fait dans un mémoire antérieur, en prenant même pour criterium de la classification des stades nécrobiotiques, la parenté morphologique étroite qui relie les éléments qui disparaissent presque simultanément et de la même façon : « Dans cette étude, j'ai cherché à établir la filiation des phénomènes nécrobiotiques qui se passent dans une cellule depuis le moment où elle est atteinte par la mort jusqu'au moment où elle disparaît peu à peu parmi les éléments restés sains du canalicule séminifère. Outre l'analogie des aspects morphologiques, il est un fait intéressant qui peut servir de criterium pour apprécier les

relations étroites qui relient les différentes formes régressives les unes aux autres. De même que, dans telle partie d'un tube séminifère, on peut voir un plus ou moins grand nombre d'éléments de la même catégorie cellulaire en plein travail cinétique, bien plus, montrer à peu de chose près le même stade de la caryocinèse, de même telle autre partie d'un tube séminifère nous montrera des cellules soumises presque simultanément au même mode de nécrobiose. Sœurs dans leurs manifestations physiologiques, elles le sont de même dans leurs manifestations pathologiques, comme si le jeu des forces intérieures inhérentes à toute cellule vivante et déterminées par son développement ontogénique, pouvait s'exalter dans les mêmes conditions et disparaître à la suite des mêmes influences pernicieuses. »

Les dégénérescences hyaline et granuleuse du protoplasma, avec chromatolyse ou condensation de la chromatine, les variétés de fragmentation des chromosomes pendant les divers stades de la mitose, les caryocinèses pluripolaires, les phénomènes amitotiques sur les grandes cellules sexuelles, etc., forment autant de manières d'être pathologiques qu'on trouve souvent associées dans un même département canaliculaire.

C'est le moment de nous demander la raison de l'atrophie du parenchyme testiculaire et des diverses altérations localisées qu'on y constate. Ce n'est pas la pression déterminée par l'accumulation des produits sécrétés par la glande en arrière de l'obstacle : on constate directement sous le microscope la disparition progressive et locale des éléments dégénérés. S'agit-il de modifications circulatoires dans certaines régions vasculaires, qui seraient en rapport avec les modifications régionales des tubes séminaux? Autant que possible j'ai évité de léser les vaisseaux du cordon : la circulation macroscopiquement et microscopiquement paraissait suffisante et, toute proportion gardée, aussi abondante que dans l'organe sain. Je pense qu'il faut voir dans l'épithélium séminifère lui-même le support des différents phénomènes dégénératifs dont il est le siège, et que l'opinion de **Roux** (33) à l'endroit des relations morphogéniques qui existent entre l'excitation fonctionnelle et l'intégrité d'un organe sont ici particulièrement applicables. Le coefficient nutritif

d'une cellule est déterminé, non par la quantité des éléments assimilables dont elle est entourée, mais par l'intégrité de son organisme particulier, qui se trouve lui-même sous la dépendance de l'excitation fonctionnelle.

Il est très vraisemblable que, dans ces expériences, le plexus spermatique a été détruit. Or, d'après les physiologistes, tout nerf joue un rôle trophique, par ce fait même que les excitations qu'il transmet entretiennent la fonction. D'ailleurs Obolensky (35), en réséquant les nerfs spermatiques, a amené une dégénération complète de la glande après trois mois d'expérience. Il semble donc que les nerfs soient un des principaux facteurs de l'excitation fonctionnelle, et c'est la disparition de cette dernière qui amène l'atrophie du testicule. Il serait intéressant d'étudier séparément les résultats que donneraient la résection du canal déférent d'une part, et celle des nerfs spermatiques d'autre part; c'est ce que je me propose d'entreprendre dans la suite.

Que va-t-il se passer dans un testicule ainsi privé de l'excitation fonctionnelle, qui, en entretenant sa fonction, est la condition nécessaire de l'intégrité de son mécanisme? Tout d'abord, quel est le jeu normal de ce mécanisme glandulaire? Chacun des différents lobes qui la composent obéit-il à la même incitation, comme cela a lieu dans les autres glandes? Le processus spermatogénétique marche-t-il parallèlement dans plusieurs tubes voisins, dans les tubes qui composent ces lobes par exemple? A ma connaissance, aucune recherche n'a été faite sur ce sujet de physiologie testiculaire, et je suis tenté d'admettre l'existence de ce parallélisme fonctionnel, malgré le danger des *a priori* scientifiques.

Supposons maintenant que, tout d'un coup, l'on vienne à supprimer la raison d'être physiologique qui ordonnance et dirige tout ce mécanisme complexe vers une finalité bien définie. Si on admet l'induction de tout à l'heure, on comprend que les lobes glandulaires évoluent chacun de leur côté, obéissant à un déterminisme local; on comprend que tel lobe nous montre une disparition progressive et régulière de l'épithélium de ses canalicules séminifères, que dans tel autre continue une sper-

matogenèse avortée; que, dans un autre, les éléments séminaux fassent retour à leur forme embryonnaire.

Mais comment expliquer ces nids de cellules qui de distance en distance montrent la même involution aberrante ou le même aspect dégénératif parmi les centaines d'aspects dégénératifs qu'elles sont susceptibles de montrer? On ne peut songer exclusivement au facteur ontogénétique qui peut rendre une même famille cellulaire passible des mêmes manifestations pathologiques, puisque le même processus morbide peut s'étendre à plusieurs catégories de cellules différentes. Comme je le faisais remarquer plus haut, il s'agit là comme de sphères d'influences pouvant s'étendre plus ou moins loin sur un nombre plus ou moins grand de cellules. Une autre manifestation de l'activité cellulaire, l'action catalytique des cellules, paraît intervenir ici; chaque cellule, en effet, peut être considérée comme une « modalité de l'énergie propre à la matière vivante » (**Bard**) (32), susceptible d'exercer sur les organisations cellulaires qui l'entourent une influence profonde, morphogène, physiologique et pathologique; la mise en jeu de son mécanisme dans une direction donnée, même aberrante, peut déterminer chez les éléments voisins de même type ou d'autres types particuliers la mise en jeu de leurs mécanismes propres vers la même direction; elle est susceptible, comme le dit **Bard** (32), « de fixer leur spontanéité, de les faire opter entre les voies légèrement divergentes qui leur sont ouvertes ». Les nids de mitoses anormales, d'amitoses, de formes dégénératives multiples, d'involutions embryonnaires, etc., sont des exemples d'une semblable réaction morphogène locale. Ce phénomène n'est-il pas très admissible dans le cas expérimental que nous étudions, où bon nombre d'éléments se trouvent dans un indéterminisme presque complet?

Je crois pouvoir dire que ces phénomènes d'*induction vitale*, comme le dit **Bard** (32), sont particulièrement manifestes dans la glande reproductrice, expérimentalement privée de sa signification physiologique et de l'excitation fonctionnelle, conditions nécessaires à l'intégrité de son mécanisme.

Dans la conclusion n° 5 nous avons vu que certains éléments peuvent reprendre la forme et la structure intime des cellules embryonnaires du testicule. Ce phénomène d'*anaplasie*, selon l'expression de **Hansemann** (34), pourrait peut-être s'expliquer, si on accepte les idées de cet auteur sur le déterminisme cellulaire originel. Pour **Hansemann**, chaque cellule recevrait ontogénétiquement un plasma principal qui la différencie en un sens déterminé et un plasma accessoire, qui, dans certaines conditions, peut l'emporter sur le premier et produire dans la cellule une dédifférenciation qui la ramène à l'état embryonnaire.

Nous avons déjà admis, par le fait même de la suppression de l'excitation fonctionnelle, que les individualités cellulaires du testicule perdent successivement et peu à peu le sens de leur déterminisme. Dès lors le plasma principal, dont le rôle est de déterminer l'orientation de l'énergie de chaque cellule vers sa finalité, perd sa raison d'être : il peut être réduit au rôle de plasma accessoire; le plasma accessoire, qui généralement demeure inactif en tant qu'énergie potentielle, devient dès lors dans certaines conditions susceptible de conquérir l'hégémonie et de ramener ces éléments indifférents à l'état embryonnaire. C'est ce que nous avons vu au sujet des noyaux des cellules de Sertoli et aussi au sujet de certaines spermatogonies qui donnent des cellules semblables aux ovules mâles du testicule jeune.

Nancy, le 14 mai 1897.

Index bibliographique.

1. Bouin, P. — *a*. De quelques phénomènes de dégénérescence cellulaire dans le testicule jeune des Mammifères. *Bibl. anat.*, n° 4, 1895.
   b. A propos de quelques phénomènes de dégénérescence dans les cellules en activité karyokinétique du testicule jeune des Mammifères. *Bibl. anat.*, n° 2, 1896.
2. Goubaux et Follin. — Cryptorchidie chez l'homme et les principaux animaux domestiques. *Soc. de Biol.*, 8 mars 1857.
3. Hunter, J. — Obs. on certain parts of the Animal Œconomy.
4. Kocher. — Die Krankheiten der männlichen Geschlechtsorgane. Stuttgard, 1887.
5. Monod et Arthaud. — Contribution à l'étude des altérations du testicule ectopique et de leurs conséquences. *Arch. gén. de méd.* T. II, 1887.
6. Bezançon. — Études sur l'ectopie testiculaire du jeune âge et de son traitement. Thèse. Paris, 1892.
7. Brugnone. — Turin. 1786, in Gosselin.
8. Gosselin. — *Arch. gén. de médecine.* 1847.
9. Cooper. As. — Die Krankheiten des Hodens, p. 423 de l'édition française de Chassaignac et Richelot.
10. Curling. — Traité des maladies du testicule et du cordon. Trad. Gosselin, 1857.
11. Godard. — *a*. Recherches sur les monorchides et les cryptorchides chez l'Homme. *Soc. de Biol.*, 5 mars 1856.
   b. Études sur la monorchidie et la cryptorchidie chez l'Homme. *Soc. de Biol.*, 1856. Réunies en un vol., 1857.
   c. Rech. tératologiques sur l'appareil séminal de l'homme, 1860.
12. Malassez et Terrillon. — Recherches expérimentales sur l'anatomie pathologique de l'épididymite consécutive à l'inflammation du canal déférent. *Arch. de physiol.*, 1880.
13. Brissaud. — Études anatomo-pathologiques sur les effets de la ligature du canal déférent. *Arch. de physiol.*, 1880.
14. Piana. — *La clinica veterinaria.* 10 marzo 1891.
15. Stilling, H. — Versuche über die Atrophie des verlagerten Hodens. *Beiträge f. path. Anat.*, 1894.
16. Griffiths, J. — *a*. The structural changes observed in the testicles of aged persons.
   b. The structural changes in the testicle of the Dog when it is replaced within the abdominal cavity. *Journal of Anat. a. phys. normal and path.* T. XXVII, new series : vol. VII, 1893.
17. Morpurgo. — *a*. Sur la nature des atrophies par inanition, *Arch. ital. de Biol.*. 1889.
   b. *Arch. per le scienze mediche.* T. XII.
18. Miescher. — *Litteratur Sammlung zur internationalen Fischerausstellung.* Berlin, 1880.
19. Grandis. — Spermatogenèse durant l'inanition. *Arch. ital. de Biol.* T. XII, 1889.
20. Mathieu, Ch. — État du tube séminifère dans un testicule sarcomateux. *Bibl. anat.*, n° 1, 1897.
21. Ebner, V. — Zur Spermatogenese bei den Säugethieren. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XXXI, 1888.
22. Hermann, F. Beiträge zur Histologie des Hodens. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XXXIV, 1889.
23. Flemming, W. — Ueber die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. X. 1874.
24. Hertwig, R. — Beiträge zur einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. *Morph. Jahrb.* Bd. II, 1876.

25. Leydig. — Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn. 1883.
26. Platner. — Zur Bildung der Geschlechtsproducte bei den Pulmonaten. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XXVI. 1886.
27. Loennberg. — Kernstudien. *Biologiska Foereningens Foerhandlingar.* Bd. IV, 1891, n° 41, p. 83.
28. Vom Rath. — Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen der Kopfes von *Anilocra mediterranea* (Leach) im Speciellen und die Amitosenfrage im allgemeinen. *Zeitsch. f. wissensch. Zool.* Bd. LX. 1895.
29. Sanfelice. — Spermatogenèse chez les Vertébrés. *Arch. ital. de Biol.* T. X. 1888.
30. Sabatier. — De la spermatogenèse chez les Crustacés décapodes. *Travaux de l'Institut de zoologie de Montpellier*, 1893.
31. Loewit. *a.* Ueber amitotische Kerntheilung. *Biol. Centralbl.* 1891.
b. Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung, etc. *Ibid.*, Bd. XXIII.
32. Bard, L. — Induction vitale ou de l'influence spécifique à distance des éléments cellulaires les uns sur les autres. *Arch. de méd. expér. et d'anat. path.*, 1890.
33. Roux, W. — Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. 2 vol. In-8°. Leipzig.
I. Functionelle Anpassung.
II. Entwickelungsmechanik des Embryo.
34. Hansemann, D. — *a.* Ueber die Anaplasie der Geschwulstzellen, und die asymmetrische Mitosen. *Virchow's Archiv.* Bd. CXXXIX. 1891.
b. Studien über die Specificität, der Altruismus und die Anaplasie der Zellen, mit besonderer Berücksichtigung der Geschwülste. Berlin, 1893.
35. Obolensky. — *Centralbl. f. d. med. Wissensch.* N° 32. 1867.

Explication des figures de la planche XII.

Fig. 1. — Testicule de Cobaye extirpé trente jours après la résection partielle du canal déférent. On voit que les différents tubes ont dégénéré d'une façon très irrégulière. Le tube *a* nous montre encore les différents éléments qui composent normalement l'épithélium séminifère ; au centre on voit encore quelques spermatozoïdes pour la plupart dans un état nécrobiotique assez avancé. Son diamètre est égal à $0^{mm},23$, c'est-à-dire qu'il est à peu près normal.

Le tube *b* nous montre un stade dégénératif plus avancé; il renferme encore les différentes variétés des cellules séminales, mais en très petit nombre, et distribuées sans ordre; il mesure $0^{mm},18$.

Les autres canalicules *c*, *d*, *e*, presque entièrement vides de cellules séminales, n'offrent plus qu'une rangée d'éléments disposés le long de la face interne de la paroi; ce sont pour la plupart des cellules de Sertoli, parmi lesquelles subsistent quelques spermatogonies.

Obj. 4 de Leitz, ocul. 5. Chambre claire d'Abbe. Image projetée sur la table de travail.

Fig. 2. — Cette fig. est destinée à montrer que les différents territoires d'un même canalicule séminifère peuvent se trouver à des états différents de dégénérescence. La partie gauche de la fig. renferme encore, du reste dans un état nécrobiotique assez avancé, les différentes cellules séminales de l'épithélium séminifère. A droite, on ne distingue plus qu'une série de cellules de Sertoli disposées le long de la paroi. Même objet; même grossissement.

Fig. 3. — Testicule de Cobaye soixante-dix-huit jours après la résection d'un fragment du canal déférent. Ces deux tubes séminifères ne renferment plus que des spermatogonies et des cellules de Sertoli; parmi ces spermatogonies quelques-unes sont augmentées de volume (*sp*, *sp*). Le tube droit mesure $0^{mm},125$ de diamètre; le tube gauche $0^{mm},148$.

Obj. 7 de Leitz, ocul. 1. Chambre claire d'Abbe. Dessin fait à la hauteur de la platine du microscope.

Fig. 4. — Même objet. A gauche, en *a*,*b*,*c*, spermatogonies dont on ne distingue pas les limites cellulaires; elles sont au début de la chromatisation de leur noyau. A droite, trois spermatogonies considérablement augmentées de volume, augmentation qui porte sur le noyau et surtout sur le cytoplasme. *n*, Nebenkern; *cc*, corpuscules centraux: *s*,*s*, cellules de Sertoli.

Objectif à immersion homogène 18 *b* de Reichert. Oculaire 12 de Zeiss. Images projetées sur la table de travail.

Fig. 5. — Testicule de Cobaye atteint d'épididymite tuberculeuse. Les tubes sont remplis de cellules de Sertoli qui se multiplient activement par amitose; parmi ces cellules, on remarque des éléments de grande taille, *sp*, à noyau volumineux et à protoplasme abondant, limité par une membrane cellulaire très nette; ce sont des spermatogonies hyper-

trophiées. Ces tubes sont considérablement diminués de diamètre. Ils mesurent de $0^{mm},15$ à $0^{mm},06$.

Object. 7 de Leitz. Ocul. 1. Chambre claire d'Abbe. Dessin fait à hauteur de platine.

Fig. 6. — Même objet. Grande cellule qui représente une spermatogonie hypertrophiée. *n*, Nebenkern; *cc*, corpuscules centraux. Les cellules qui l'entourent sont des cellules de Sertoli coupées transversalement; certaines sont en voie de division amitotique comme par exemple l'élément *a*; quelques-unes possèdent un nucléole caractéristique.

Même grossissement que pour la fig. 4.

Fig. 7. — Testicule de Cobaye sacrifié soixante-dix-huit jours après la résection partielle du canal déférent. Le tube supérieur *a* ne renferme que des cellules de Sertoli ovalaires ou arrondies, uninucléolées pour la plupart. Les tubes *b* et *c* renferment de petits éléments polynucléolés et quelques cellules de Sertoli. Diam. des tubes : 85μ, 70μ et 30μ.

Même grossissement que pour la fig. 5.

Fig. 8. — Même objet. Contre la paroi du tube, on voit encore deux spermatogonies, *s*,*s*, cellules de Sertoli. Les autres éléments proviennent de ces dernières cellules par fragmentation de nucléole.

Obj. 18 *b* de Reichert. Ocul. 5 de Leitz. Chambre claire d'Abbe. Image projetée sur la table de travail.

Fig. 9 et 10. — Test. d'Homme atteint d'épididymite tuberculeuse. Épaississement de la tunique propre; la lumière du canalicule ne renferme plus qu'un petit nombre de cellules de Sertoli dans la fig. 9.

Obj. 7 de Leitz. Ocul. 1. Chambre claire d'Abbe; image projetée sur la table de travail.

Le gérant : **P. Bouchez.**

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

ÉTUDES SUR L'ÉVOLUTION NORMALE

ET

L'INVOLUTION DU TUBE SÉMINIFÈRE[1]

Par le Dr P. BOUIN.

PLANCHE XIII et XIV

DEUXIÈME PARTIE

PHÉNOMÈNES CYTOLOGIQUES ANORMAUX DANS L'HISTOGENÈSE ET L'ATROPHIE EXPÉRIMENTALE DU TUBE SÉMINIFÈRE

Dans un premier travail, nous avons exposé la marche générale de l'involution régressive présentée par le canalicule séminifère à la suite de la sténose expérimentale de ses voies excrétrices. Nous allons étudier ici les phénomènes cytologiques anormaux constatables au cours de cette involution et au cours de l'histogenèse de la glande sexuelle mâle. Notre but était de suivre les derniers phénomènes vitaux d'organismes cellulaires n'ayant pas encore de signification physiologique (cellules séminales jeunes) ou ayant perdu tout d'un coup leur raison d'être (cellules sexuelles de testicules en voie d'atrophie expérimentale). Nous partions de cette idée qu'une cellule est un ensemble de particules élémentaires dont l'harmonieuse entente dans l'accomplissement de leurs fonctions produit les diverses manifestations de sa vie propre. En examinant des cellules n'étant pas encore ou n'étant plus encadrées dans les limites d'une fonction, nous pensions pouvoir observer toutes sortes de phénomènes agonaux et de perturbations vitales. Si la cellule

Octobre 1897.

est assimilable à un individu, les premiers symptômes morbides peuvent apparaître sur tel ou tel appareil à l'exclusion des autres. Il pouvait être intéressant d'examiner les dissociations fonctionnelles réalisées par des lésions locales, et la lutte des systèmes voisins contre l'invasion pathologique. Les cellules sexuelles jeunes nous ont particulièrement semblé un bon objet d'études parce qu'au moment de leur apparition elles ne possèdent pas encore le déterminisme qui oriente les diverses activités cellulaires vers une finalité bien définie. Aussi, après une existence éphémère, succombent-elles plus ou moins rapidement après avoir souvent montré tous les signes d'une dernière excitation vitale. Elles succombent ainsi pendant toute la période du développement du testicule comprise entre la naissance et la maturité sexuelle. Comme M. **Prenant** (1) l'a montré dans sa thèse inaugurale, on peut distinguer, pendant l'organogenèse de la glande sexuelle, une période d'essais et de tâtonnements par lesquels les éléments séminaux se rapprochent de plus en plus de leur état définitif; par leurs métamorphoses successives, ils gagnent progressivement une forme cellulaire de plus, franchissent « un à un les échelons qui les conduisent à l'état adulte »; mais les produits de ces premiers essais de différenciation restent stériles pour la plupart et dégénèrent presque aussitôt après leur formation. Ces processus dégénératifs sont très abondants dans les premiers spermatocytes, et c'est surtout sur ces éléments que nous avons eu l'occasion de les étudier. M. **Prenant** (1) a désigné cette période du nom de « préspermatogenèse ».

Nos observations porteront sur les grandes cellules sexuelles et les spermatocytes des testicules embryonnaire et jeune, et sur les différents éléments séminaux des testicules en voie de régression expérimentale. Nous étudierons les processus anormaux présentés par ces différentes formations en les catégorisant d'après leurs affinités morphologiques, sans nous préoccuper de la variété cellulaire qui en est le support.

Dans un premier chapitre, nous indiquerons les aspects offerts par les diverses parties des cellules qui dégénèrent pendant le stade de repos cellulaire. Nous verrons les processus de transformation hyaline du protoplasma ou de sa désintégration

granuleuse, les phénomènes de condensation, de désagrégation, ou de dissolution chromatique offerts par le noyau. Nous examinerons également les modifications du Nebenkern, des centrosomes, etc.

Dans un deuxième chapitre, nous étudierons les processus mitotiques anormaux, les caryocinèses asymétriques, pluripolaires, désordonnées, les mitoses par réduction de développement, les phénomènes caryocinétiques rudimentaires.

Le troisième chapitre portera sur quelques divisions amitotiques particulières qui sont assez abondantes dans les spermatides des testicules en voie d'atrophie.

Nous essayerons en dernier lieu d'interpréter tous ces processus cataboliques au point de vue de la physiologie cellulaire et plus spécialement au point de vue des relations vitales qui existent entre les différents organes de la cellule au cours des maladies dont ils peuvent être séparément affectés. Comme on va le voir, l'observation de tous ces phénomènes agonaux nous permettra de confirmer l'opinion des auteurs qui voient dans la cellule une association symbiotique de deux facteurs, le noyau et le cytoplasma, dont chacun est essentiel à la vie de l'ensemble, mais dont chacun possède sa manière d'être et sa vie propre; elle nous permettra même de pousser plus loin la dissociation fonctionnelle et de montrer que, à la faveur des perturbations nécrobiotiques, chaque chromosome, chaque parcelle du territoire cellulaire peut donner isolément des preuves de son activité individuelle.

Avant d'entreprendre la description des processus cataboliques présentés par ces différents éléments séminaux, rappelons tout d'abord en quelques mots leur structure normale.

Les grandes cellules sexuelles d'un jeune Cobaye sont des formations assez régulièrement quadrangulaires et limitées par une membrane d'enveloppe bien nette. Le noyau est volumineux, parfaitement arrondi, entouré par une membrane nucléaire bien visible ; le caryoplasma représente une masse homogène, remplie de fines granulations chromatiques. Dans les pièces fixées à l'aide du liquide de Flemming on distingue quelquefois dans ce noyau un réticulum chromatique très délicat aux nœuds duquel

se trouvent souvent des granulations un peu plus volumineuses que les minuscules microsomes qui forment ce réticulum, et qui représentent des nucléoles caryosomes.

Dans le champ nucléaire, le plus souvent contre la face interne de la membrane d'enveloppe, on voit deux ou trois nucléoles plasmosomes. Le cytoplasma des grandes cellules sexuelles est abondant, homogène, et renferme un Nebenkern ovalaire ou en croissant; la plupart du temps, le ou les corpuscules centraux ne sont pas visibles.

Les spermatocytes que nous avons étudiés présentaient la structure décrite par **J. Moore** (2) dans ces éléments avant leur deuxième division mitotique. Leur noyau, entouré par une membrane peu visible, renferme des chromosomes disposés sans ordre dans le caryoplasma. Quelquefois, on peut se rendre compte qu'ils sont au nombre de huit. Le protoplasma de ces spermatocytes, assez abondant, est limité par une très fine membrane; il renferme un grand Nebenkern ovalaire qui figure une tache plus colorée par les colorants cytoplasmiques; nous n'avons pu vérifier les données de **Niessing** (3), qui le considère comme une sphère attractive renfermant un microcentre; de cette sphère partiraient les irradiations d'un aster sur lequel on constate le « phénomène des lignes concentriques ». A côté du noyau on constate également un corps irrégulier qui retient très énergiquement les matières colorantes basiques et qui paraît composé d'une masse de grains chromatiques accolés. C'est le corps chromatique extranucléaire de **Hermann** ou « chromatic body » de **J. Moore**.

Tels sont les principaux détails de structure présentés par les éléments dont nous allons étudier les diverses manifestations nécrobiotiques.

I

Phénomènes dégénératifs offerts par les cellules pendant le stade de repos cellulaire.

Les auteurs qui se sont occupés de la dégénérescence des cellules et des modifications diverses qu'elles sont susceptibles

de montrer pendant cette dégénérescence, se sont efforcés de distinguer les processus *nécrotiques* des processus *nécrobiotiques*. Qu'entendent-ils par nécrose et nécrobiose? Au point de vue microscopique, **Virchow** (4), dans sa *Pathologie cellulaire*, a désigné sous le nom de *nécrobiose* l'ensemble des phénomènes pathologiques à la suite desquels la partie atteinte disparaît sans qu'on puisse rien reconnaître de sa forme, et sous le nom de *nécrose* la mortification des parties avec conservation de leur aspect morphologique. Nous voyons par là que, dans le premier cas, il s'est passé à l'endroit lésé des processus vitaux d'ordre pathologique, processus vitaux qui, tout en étant aberrants, sont encore assez intenses, comme dans la dégénérescence graisseuse, par exemple. **Klebs** (5) et **Israël** (6) ont transporté dans le domaine microscopique la définition de **Virchow** (4) et ont nommé *nécrobiose* ou *nécrose indirecte* la série des formes pathologiques que présente une cellule avant de mourir; ils ont désigné sous le nom de *nécrose* l'aspect cadavérique d'une cellule saisie brusquement par la mort; cependant sur le cadavre cellulaire, ils distinguent une série de transformations qui obligent à reconnaître différentes formes de nécroses. Mais **Schmaus** et **Albrecht** (7) se refusent à établir dans le domaine de la pathologie cellulaire une distinction aussi absolue entre les ultimes manifestations vitales et les altérations cadavériques présentées par le protoplasma et le noyau; les signes morphologiques qui caractérisent les phénomènes vitaux aberrants et les phénomènes *post mortem* sont reliés les uns aux autres sans démarcation, de telle sorte qu'on ne peut s'appuyer sur aucun critérium pour affirmer que telle cellule en dégénérescence se trouve en pleine nécrobiose ou en voie de nécrose. Nous dirons tout de suite que l'ensemble de nos observations confirme la manière de voir de ces auteurs; il est de fait qu'on peut établir une distinction très nette entre les altérations présentées par les cellules qui dégénèrent au stade de repos cellulaire et les manifestations vitales aberrantes offertes par les éléments en activité cinétique; dans ce deuxième cas, on a évidemment affaire à des altérations qu'on peut appeler nécrobiotiques avec **Klebs** (5) et **Israël** (6); mais, d'autre part, les

aspects offerts par les cellules qui dégénèrent à la période de repos sont-ils des signes cadavériques ou des symptômes agonaux? Dans un bon nombre de cas, nous dirons même dans le plus grand nombre, on a évidemment affaire à des symptômes agonaux, puisque la dégénérescence peut commencer par frapper un organe cellulaire en laissant les autres relativement intacts. Mais sommes-nous en présence de phénomènes nécrotiques quand toutes les parties cellulaires présentent en bloc des signes dégénératifs? Nous laisserons ce point d'interrogation sans réponse et emploierons les termes de dégénérescence et de nécrobiose pour désigner les altérations cellulaires sans nous préoccuper de vouloir faire rentrer telle ou telle altération dans le cadre de la nécrobiose ou dans celui de la nécrose.

Les phénomènes dégénératifs ont été en général peu étudiés dans la glande sexuelle mâle et en particulier dans le testicule des Mammifères. Au contraire, ils ont été l'objet de longues recherches :

1° Au cours de l'atrésie du follicule de Graaf;

2° Dans les tissus pathologiques et surtout dans les néoplasmes;

3° Dans les cellules soumises à des conditions expérimentales.

Examinons tout d'abord les résultats obtenus à propos de l'atrésie des follicules de Graaf, qui pourront nous servir de terme de comparaison et de guide dans l'étude des phénomènes nécrobiotiques qui atteignent les éléments testiculaires. **Reinhard** (8), **Grohe** (9), **Pflüger** (10), **His** (11), **Waldeyer** (12), **Slavjansky** (13), **Wagner** (14), **Beigel** (15), **Van Beneden** (16), **Paladino** (17), **Schottländer** (18), **Henneguy** (19), **Janosik** (20) se sont successivement occupés de cette intéressante question, si bien que les divers modes de dégénérescence qui frappent l'organe femelle paraissent maintenant fort bien connus.

Ces auteurs ont décrit plusieurs modes de régression de l'ovule : la dégénérescence graisseuse, hyaline, par fragmentation pour ce qui concerne le vitellus, la dégénérescence chromatolytique, suivant leur ancienne expression, pour ce qui concerne la vésicule germinative. La dégénérescence graisseuse a été tout d'abord observée par **Grohe** (19); tous les auteurs qui se sont occupés de l'atrésie de l'ovule l'ont signalée ensuite. La

graisse apparaît dans le vitellus sous la forme de petites granulations qui ne tardent pas à se rassembler en masses plus volumineuses.

Le vitellus peut également, dans certaines circonstances, se rétracter peu à peu, devenir réfringent, hyalin, et s'emparer énergiquement des matières colorantes d'aniline acides. Cette transformation hyaline, signalée par **Van Beneden** (16), a été étudiée depuis par **Paladino** (17), **Schottländer** (18), **Henneguy** (19).

La vésicule germinative présente souvent une dégénérescence chromatolytique remarquable. Ces phénomènes chromatolytiques ont été décrits pour la première fois par **Flemming** (21) dans les cellules de la granulosa. Le réseau chromatique du noyau de ces cellules se gonfle, les travées de ce réseau se resserrent de plus en plus, se soudent les unes aux autres en une masse plus ou moins irrégulière; puis cette masse se fragmente en grains qui se dispersent ensuite et se dissolvent dans le liquide folliculaire. Le réseau chromatique de la vésicule germinative peut subir un processus semblable. Fait particulièrement intéressant, **Flemming** (21) a observé dans l'ovule de certains follicules de petites figures caryocinétiques qui ont été retrouvées d'ailleurs par **Paladino** (17) et **Schottländer** (18) chez les Cochon d'Inde, Rat, Souris, Chienne et Femme et plus récemment par **Henneguy** (19), qui a étendu ses recherches aux Oiseaux, Reptiles et Amphibiens. Ce dernier a de plus observé que les fragments issus de la chromatolyse de la vésicule germinative « pouvaient se comporter comme un petit noyau et donner naissance à une figure caryodiérétique rudimentaire... Le vitellus se fragmente en masses le plus souvent inégales, dont les unes renferment une ou plusieurs figures caryodiérétiques, dont les autres en sont dépourvues ».

Cette fragmentation de vitellus, déjà constatée par **Pflüger** (10) chez le Veau, par **Schulin** (23) chez la Brebis, par **Janosik** (20) chez la Lapine et le Cobaye, est interprétée par **Henneguy** (19) comme un commencement de segmentation parthénogénésique. **Henneguy** (19) fait en outre remarquer que, pendant cette fragmentation, il se produit une dissociation entre la division

du noyau et celle du vitellus; ainsi cet auteur figure des ovules renfermant deux vésicules germinatives dans le vitellus d'un œuf non dédoublé; de plus, la dégénérescence semble quelquefois intéresser seulement le protoplasma, lequel peut devenir graisseux ou vacuolaire, la vésicule germinative restant normale; enfin la caryorrhexis peut atteindre le noyau ovulaire aux différents stades de la prophase et de la métaphase; une seule fois cet auteur a vu une figure caryodiérétique au stade dyaster ou dispirem atteint par la dégénérescence.

Nous examinerons, au cours de ce travail, les observations faites à propos des phénomènes nécrobiotiques qui surviennent dans les tissus pathologiques, dans les néoplasmes, dans les cellules soumises à des conditions expérimentales, et nous allons étudier tout de suite les modifications dégénératives qui surviennent dans les cellules séminales pendant le stade de repos cellulaire.

Si nous examinons une coupe de testicule très jeune, on remarque que les éléments en dégénérescence sont souvent en nombre considérable. L'œil est attiré tout de suite par des cellules rétractées à l'intérieur de la loge que leur formait la substance intercellulaire; ces cellules sont très réfringentes, homogènes, hyalines, et fortement colorées par le réactif cytoplasmatique; à leur intérieur, la chromatine offre les aspects les plus variés. D'autres éléments nous montrent un protoplasma granuleux, raréfié ou disparu par places, une membrane distendue et plus ou moins disloquée, leur chromatine décomposée ordinairement en ses microsomes constitutifs, et dispersée dans tout le champ cellulaire. Dans certains noyaux, on observe une ou plusieurs vacuoles régulièrement ovales, qui rejettent le réseau chromatique contre la face interne de la membrane nucléaire. Nous autorisant de ce coup d'œil d'ensemble, nous décrirons tout d'abord les dégénérescences hyaline et granuleuse; nous prendrons pour base de cette classification artificielle les modifications présentées par le protoplasma; les modifications du noyau sont trop irrégulières, trop nombreuses, trop polymorphes pour servir de base à une classification de ces processus nécrobiotiques. En dernier lieu, nous exposerons les

quelques résultats que nous avons obtenus à propos de la dégénérescence vacuolaire du noyau.

Dégénérescence hyaline. — Au cours de cette dégénérescence, les granulations cytoplasmiques se rapprochent les unes des autres, puis finissent par se fusionner en une masse homogène, transparente, colorée d'une manière très énergique par les teintures acides. La cellule conserve tout d'abord le profil que présentait son contour primitif; puis elle perd cette physionomie, se ratatine de plus en plus, et devient souvent tout à fait sphérique (fig. 1, pl. XIII). Dans certains cas, la membrane de l'élément reste visible et figure un mince liséré à sa périphérie ; mais la plupart du temps cette enveloppe subit la même transformation et la cellule devient une sphère d'une substance homogène, dont la coloration, très foncée au centre, s'estompe graduellement vers les bords. Sur des coupes non colorées, ces boules sont brillantes et vitreuses. Un grand nombre d'auteurs, **Biondi** (23), **Prenant** (7), dans le testicule ; **Van Beneden** (16), **Schottländer** (18), **Henneguy** (19) dans le follicule de Graaf; **Arnheim** (24), **Senftleben** (25), **Kraus** (26), **Goldmann** (27), **Schmaus** et **Albrecht** (7) dans les tissus extirpés de l'organisme et conservés aseptiquement pendant un temps plus ou moins long, ont vu se produire cette modification du protoplasma que nous venons de décrire.

M. Cazin (28), dans les cellules d'un tissu néoplasique survenu sur le maxillaire inférieur, a suivi aux dépens du cytoplasma la formation de globes hyalins plus ou moins volumineux; cette dégénérescence peut s'emparer de la cellule tout entière, ou bien de certaines parties du protoplasma qui se transforment séparément en sphérules hyalines qui refoulent à la périphérie de l'élément un noyau dégénéré. Ce mode de nécrobiose semble devoir être rapproché de celui qui survient dans les grandes cellules claires du rhinosclérome et que **Dittrich** (29) a désignées sous le nom de cellules de Mikulicz; la même observation a été faite sur les mêmes éléments par **Cornil** et **Alvarez** (30), **Nikiforow**, **Mirbelli**, **Wolkowitsch**. Quelle est donc la nature de cette substance hyaline? D'après **von Recklinghausen** (31), une substance hyaline doit être caractérisée

surtout par ses propriétés optiques ; il ne faut attacher qu'une importance secondaire à sa constitution chimique qui n'est jamais partout absolument identique à elle-même. Grand pouvoir réfringent, homogénéité et transparence, affinité considérable pour les teintures acides, comme vert lumière, fuchsine S, violet acide, éosine, orange, etc. ; résistance à l'action des acides forts, comme acides sulfurique, chlorhydrique, acétique; insolubilité dans l'ammoniaque, la potasse en solution concentrée : tels sont les principaux caractères que **von Recklinghausen** (31) assigne à la matière hyaline; tels sont aussi les caractères de la substance dégénérée que nous examinions tout à l'heure et qui nous permettent de la qualifier de substance hyaline.

A tous les stades de cette régression, le noyau se présente avec les aspects les plus variés. Dès lors, il est possible de trancher une question soulevée par **Lukjanow** (32); pour **Wild** (33), pendant la dégénérescence hyaline, les noyaux demeurent longtemps dans le corps cellulaire avant de disparaître; pour **Wieger** (34), qui a étudié ce même processus dans les glandes lymphatiques, la disparition des noyaux précéderait la transformation hyaline des cellules. Dans le cas des cellules testiculaires, comme dans celui de l'ovule, de certaines cellules néoplasiques et des cellules de Mikulicz du rhinosclérome, on doit se ranger à l'opinion de **Wild** (33); chromatine et protoplasma poursuivent parallèlement leurs régressions nécrobiotiques. Nous ajouterons toutefois qu'à la fin du processus, le noyau disparaît avant les derniers restes de la substance hyaline.

1. Quels sont les phénomènes dégénératifs dont le noyau est le siège? Dans un premier groupe de dégénérescences nucléaires, nous suivons tous les stades de la transformation progressive du réseau chromatique en une masse très colorée et très réfringente.

Jetons les yeux sur la figure 1, pl. XIV, qui représente un spermatocyte de jeune Rat au début de la dégénérescence hyaline. Les microsomes qui constituent le réseau chromatique sont gonflés, soudés en grande partie les uns avec les autres; aux nœuds de ce réseau on remarque des épaississements fortement

colorés; à l'intérieur du noyau on voit encore un ou deux nucléoles vivement colorés en rouge par la safranine et masqués en grande partie par les microsomes tassés autour de lui; les mailles du réseau nucléaire sont rétrécies et les travées qui les limitent augmentées de volume; la membrane nucléaire est très visible, même plus visible qu'à l'état normal par suite des dépôts de chromatine qui se sont déjà faits à sa face interne.

La figure 2 nous montre un stade plus avancé; tous les microsomes sont fusionnés les uns avec les autres et le réticulum paraît formé de filaments trapus et continus, plus serrés qu'au stade précédent. La chromatine gonflée, plus brillante, présente également des modifications vis-à-vis des matières colorantes; elle absorbe plus de safranine et prend, à la suite de l'emploi combiné du violet de gentiane et de la safranine, cette teinte rouge violacée qui caractérise les chromosomes du noyau en travail mitotique.

La chromatine du noyau de la figure 3 est rassemblée en quelques travées larges et anastomosées, composées d'une substance homogène, très fortement colorées dans leur milieu, tandis que leurs bords s'effacent peu à peu. Dans les intervalles étroits laissés libres entre ces travées, la chromatine dissoute a diffusé plus ou moins; dans ces conditions cette chromatine se colore en bleu grisâtre par le violet de gentiane, teinte avec laquelle contraste vivement la coloration pourpre du réseau chromatique.

Le noyau de la figure 4 est représenté par une masse unique, violacée, homogène. Le protoplasma de cette cellule, condensé en une sphère hyaline, renferme un corps chromatique de Hermann et un Nebenkern arrondi, condensé en une sphérule achromatique très fortement colorée par le vert lumière et isolée de la masse cytoplasmatique par un mince liséré clair et annulaire.

Que deviennent ultérieurement les éléments ainsi dégénérés? On les voit diminuer de plus en plus de volume, la masse chromatique centrale se rapetisse au point de ressembler à un véritable nucléole; le protoplasma suit ce retrait progressif sans toutefois que sa colorabilité augmente sensiblement. On assiste quelquefois à une véritable expulsion du résidu nucléaire qui, peu à peu, prend une situation excentrique, se rapproche de la

périphérie de l'élément, puis est mis en liberté dans le canalicule séminifère. Souvent, en effet, on constate des fragments chromatiques isolés dans la lumière des canalicules. Sont-ils expulsés en tant que corps étrangers par la pression active du cytoplasma, ou abandonnés à la suite d'une dissolution complète de ce même cytoplasma? Plusieurs fois, nous avons vu un de ces résidus nucléaires enchaîné par une partie de sa substance dans la périphérie d'une sphère hyaline qui présentait à ce niveau une traînée plus claire, indice probable du trajet parcouru par le corps chromatique : en tout cas, dans la dégénérescence hyaline et dès le début de la dégénérescence, le noyau prend souvent une situation périphérique. Le cytoplasma, d'ailleurs, peut également disparaître par suite d'une dissolution progressive de sa substance (fig. 10); mais fréquemment il se fragmente en plusieurs masses qui peuvent ne renfermer aucune trace de chromatine et qui peu à peu sont digérées dans le suc intercellulaire (fig. 5). Il en est de même pour les résidus chromatiques. Il y a là une véritable perte de nucléine pour l'individu, et la nucléine trouvée par **Landwehr** (35) dans ses analyses chimiques portant sur la mucine, provient sans doute d'une dissolution semblable de la chromatine abandonnée par les éléments en nécrobiose.

En un mot, dans les processus que nous venons de suivre, nous avons vu les microsomes constitutifs du réticulum chromatique se gonfler, se souder les uns aux autres, former un réseau à travées homogènes qui se serrent de plus en plus les unes contre les autres et finissent par former des masses plus ou moins irrégulières et colorées comme les chromosomes d'un noyau en mitose. Ces masses chromatiques ont été vues depuis longtemps. **Biondi** (23), **Prenant** (1), dans le testicule des Mammifères; **Flemming** (21), dans le testicule de *Salamandra maculosa*; **Flemming** (21), **Schottländer** (18), dans les cellules de la granulosa, **Goldmann** (27), **Arnheim** (24), **Kraus** (26), etc., dans les tissus conservés aseptiquement, les ont signalées, ainsi que leur affinité particulière pour les couleurs d'aniline basiques. **Demarbaix** (36), qui a étudié la division et la dégénérescence des cellules géantes pendant les altérations cadavériques et pendant l'état normal, décrit à peu près les mêmes processus. Les

altérations du noyau débutent par un gonflement des nucléoles et des grains de chromatine ; ces grains se fusionnent en un réticulum dont les mailles se resserrent de plus en plus ; puis ces mailles disparaissent et la partie colorable du noyau forme autour de celui-ci une couche continue ; cette couche annulaire se rétrécit progressivement et finit par former une masse pleine et homogène. Dans d'autres cas la chromatine peut se rassembler en gouttelettes isolées qui se dispersent dans le cytoplasma.

Cette concrétion croissante du corps cellulaire en une masse hyaline et la condensation du noyau en un corps chromatique très coloré et très réfringent ont été observées également par **Schmaus** et **Albrecht** (7), qui ont donné à l'ensemble de ce processus le nom de *pycnose*.

A côté de cette condensation de la chromatine en masses homogènes, on constate aussi une dissolution de cette substance qui franchit les limites du noyau et imbibe tout le cytoplasma d'une façon irrégulière (fig. 32) ; dans certains cas, elle se colore exclusivement par la safranine après l'action de la safranine et du violet de gentiane. Une telle cellule tranche vivement sur les noyaux au repos colorés en violet et sur les noyaux en cinèse colorés en un rouge plus ou moins pourpre suivant que le violet de gentiane a agi plus ou moins longtemps. Nous rappellerons également qu'on rencontre dans les mailles du réseau nucléaire en dégénérescence une substance colorée en bleu grisâtre par le violet de gentiane ; elle provient sans doute d'une fusion partielle du réseau, gonflé et dégénéré, comme l'attestent les travées de ce réseau dont les bords s'effacent et s'estompent peu à peu. A quoi sont dues ces réactions diverses ? Il se passe sans doute une modification profonde dans la nature chimique de la nucléine. **Bizzozero** (37), qui a étudié les modifications chimiques que peut subir la nucléine au cours de la mort lente des leucocytes du sang, a constaté que cette substance se colorait successivement en violet, en bleu, puis en vert par le vert de méthyle pendant les différentes étapes de la nécrobiose ; chacune de ces étapes serait donc caractérisée par un mode réactionnel différent, dû peut-être à une acidité plus ou moins accusée du noyau. Il en est sans doute de même dans nos cellules, autant que l'action

de la safranine et du violet de gentiane peut le faire pressentir, puisqu'à côté de la chromatine violette des noyaux en repos et rouge pourpre des cellules en caryocinèse, nous avons une chromatine teinte, dans les mêmes conditions, en bleu grisâtre et une autre en rose vif.

2. Pendant la transformation hyaline du protoplasma, la chromatine peut suivre un autre processus, et se fragmenter en boules chromatiques de dimensions variables. Les microsomes chromatiques se rassemblent en sphérules isolées, disposées sans doute aux nœuds du réseau de linine qui leur sert de support. Entre ces sphères, il est quelquefois possible, surtout au début de ce processus, de distinguer les minces filaments lininiens qui les réunissent (fig. 6).

La dégénérescence commence quelquefois par atteindre la membrane du noyau qui se dissocie en sphérules chromatiques. Dans la figure 9, par exemple, qui représente un spermatocyte de jeune Rat, on ne voit plus de membrane d'enveloppe; le réseau chromatique s'est dissocié en granulations de nucléine assez volumineuses et de taille à peu près égale; parmi ces granulations violettes, on arrive à distinguer plusieurs grains colorés en rouge et issus sans doute de la fragmentation des nucléoles préexistants. Dans la suite, ces sphérules chromatiques se serrent les unes contre les autres, prennent par le fait de cette agglomération un aspect mûriforme, puis se soudent bientôt en une petite masse homogène qui présente tous les caractères de celles que nous avons étudiées tout à l'heure. Chez d'autres éléments, les granulations en question peuvent se séparer les unes des autres et se distribuer dans tout le cytoplasma d'une façon irrégulière. Dans cette variété de dégénérescence nucléaire, une partie des sphères de nucléine peut se rassembler en une masse compacte, tandis que l'autre partie se disperse dans le cytoplasma (fig. 7).

Nous avons vu que les microsomes pouvaient se gonfler, se souder les uns aux autres et former les travées trapues d'un réseau homogène qui se condense ensuite en une masse unique; nous avons vu également qu'ils pouvaient, par leur coalescence, donner naissance à des sphérules plus ou moins

volumineuses. Dans un autre mode de dégénérescence (fig. 8 et 9), ces microsomes se séparent les uns des autres et se dispersent isolément à l'intérieur du noyau. Bientôt, à la suite de la condensation du protoplasma, et du retrait de la membrane nucléaire, ces microsomes se rapprochent les uns des autres; puis ils se soudent en masses irrégulières, s'agglomèrent surtout à la face interne de la membrane du noyau et autour des nucléoles, formant quelquefois à la face interne de cette membrane un revêtement continu (fig. 11, 12, 14). Parfois, ils donnent naissance à des figures chromatiques bizarrement découpées (fig. 18). Souvent la membrane nucléaire disparaît en premier lieu; le champ nucléaire est alors occupé par une masse de fins microsomes; ces microsomes peuvent se rapprocher les uns des autres (fig. 23) et se condenser en une masse unique homogène ou bien se séparer les uns des autres et se disperser dans tout le protoplasma (fig. 19).

Klebs (5), **Schmaus** et **Albrecht** (7), **Statkevitsch** (38), **Burmeister** (39), **Friedmann** (40) et **Pandi** (41) ont signalé cette fragmentation de la nucléine en boules chromatiques plus ou moins volumineuses et ont donné à ce phénomène le nom de *caryorrhexis*.

Que deviennent les Nebenkerne, les corpuscules centraux, le corps chromatique de Hermann pendant ces processus nécrobiotiques? Pendant la dégénération hyaline, le Nebenkern disparaît le plus souvent, masqué par le cytoplasma qui se condense autour de lui. Cependant, dans certaines cellules, il paraît suivre une évolution particulière et se condense en une petite masse arrondie, très colorée, isolée de la substance qui l'entoure par une auréole claire plus ou moins nette. Le corps chromatique de Hermann, dans les spermatocytes de Rat, peut dégénérer également pour son propre compte. Il peut ou bien se confondre peu à peu avec le résidu nucléaire, ou bien se condenser de plus en plus en un corps sphérique très énergiquement coloré et rester distinct du noyau jusqu'aux derniers stades du processus régressif; il peut aussi se dissocier en corpuscules extrêmement ténus ou rester dans le cytoplasma en tant que dernier vestige chromatique, le noyau ayant perdu ses réac-

tions caractéristiques vis-à-vis des matières colorantes basiques (fig. 30).

Quant aux centrosomes, il est très difficile d'apprécier leur sort ultérieur dans l'étude de ces modes nécrobiotiques, parce que la plupart du temps, le cytoplasma est rempli de granulations de chromatine issues du noyau en caryorrhexis avec lesquels on peut les confondre facilement.

A plusieurs reprises, nous avons cru voir des corpuscules centraux dédoublés dans des cellules au début de leur nécrobiose. Avons-nous eu sous les yeux des éléments frappés par la dégénérescence au moment où ils se préparaient à entrer en activité cinétique, ou bien ont-ils survécu un moment à la mort du cytoplasma, dont le retrait passif aurait été pour eux une incitation à une division consécutive? Quoi qu'il en soit, nous avons vu assez souvent des centrosomes rejetés à la périphérie du corps protoplasmatique; dans certains cas, les centrosomes peuvent donc être expulsés du corps cellulaire. A ce propos nous signalerons une particularité curieuse. Dans les grandes cellules sexuelles du testicule de jeune Cobaye en dégénérescence hyaline, on observe parfois au sein du cytoplasma coloré en vert une tache de 3 à 4 μ de diamètre, colorée en rose pâle par la safranine (fig. 6). Cette tache est le plus souvent parfaitement homogène, mais quelquefois elle renferme une ou deux granulations plus colorées; ses bords s'effacent d'une façon graduelle et se confondent avec le protoplasma ambiant. Nous inclinons assez à croire que l'on a affaire ici à une variété de dégénérescence du centrosome dont la substance serait remarquablement gonflée et pâlie. D'ailleurs **Hansemann** (42) a décrit quelque chose d'analogue à propos des corpuscules polaires des cellules carcinomateuses; dans certains cas de mitoses anormales, il les a vus devenir plus volumineux, hyalins, réfringents; ils sont arrondis ou ovales et, dans ce dernier cas, leur grand axe est perpendiculaire à l'axe de la cellule en mitose. D'autre part, M. **Prenant** (1), dans les spermatocytes de Scolopendre, a vu le corps en question présenter des aspects dégénératifs, qui, pour n'être pas identiques aux formations susindiquées, n'en montrent pas moins que ce corps peut se modifier d'une

façon considérable et présenter vis-à-vis des matières colorantes des réactions très différentes de celles qu'il possède à l'état normal.

3. Le réseau nucléaire peut suivre un autre processus dégénératif. Dès le début de la dégénérescence, ce réseau perd son habitus normal et sa réaction caractéristique vis-à-vis des réactifs colorants; le nombre des microsomes diminue par suite d'une véritable dissolution de leur substance en un produit liquide qui imbibe tout le caryoplasma et se colore en bleu grisâtre par le violet de gentiane. Les microsomes qui ont échappé à cette dissolution se réunissent en quelques petites masses disséminées dans le caryoplasma ou rassemblées à la face interne de la membrane nucléaire, et possédant une affinité spéciale pour le violet de gentiane (fig. 11 et 12); ce réactif les colore avec une telle intensité qu'elles paraissent absolument noires, coloration intense due sans doute à la condensation très considérable de leur substance. Puis ces masses chromatiques disparaissent peu à peu, et il ne reste plus à la place du noyau qu'une tache bleu grisâtre très pâle dont la teinte va en s'affaiblissant graduellement. Dès lors, l'aire nucléaire n'est plus indiquée que par un espace clair, limité par une membrane achromatique; au sein de cet espace se remarque un vague réseau et quelques taches colorées en vert pâle par le réactif protoplasmique : le résidu nucléaire a perdu peu à peu la propriété de se colorer par les réactifs basiques; il s'est produit une modification chimique, signalée d'ailleurs par **Arnold** (43) et **Pfitzner** (44), **Goldmann** (27), **Weigert** et **Solger** (45), qui se manifeste par la perte graduelle du pouvoir que la chromatine possédait d'absorber les teintures basiques. Pendant ces transformations chimiques, le corps chromatique de Hermann conserve souvent ses caractères, comme on peut le voir dans la figure 30; il peut même augmenter de volume tout d'abord; il finit par se segmenter en fragments qui à leur tour perdent peu à peu leur colorabilité; en même temps le noyau est comprimé par le retrait du protoplasma, se rétrécit de plus en plus en une sphère minuscule qui finit par disparaître au sein de ce cytoplasma condensé.

Dégénérescence granuleuse. — A côté des cellules dont le protoplasma se condense en sphères hyalines, d'autres éléments

nous présentent un phénomène absolument inverse ; leur protoplasma devient granuleux, leur membrane d'enveloppe disparaît, les granulations mises en liberté s'échappent dans le liquide intercellulaire et s'y dissolvent ; c'est la *plasmarrhexis* de **Klebs** (5) ; en même temps le noyau peut présenter tous les phénomènes dégénératifs que nous venons d'étudier.

Lors de ces processus nécrobiotiques, la membrane cellulaire s'épaissit par places, puis disparaît à la suite d'une dissémination de sa substance ; souvent elle se clive en plusieurs lames et se résorbe. En général, la membrane résiste plus longtemps que le cytoplasma, et délimite ainsi un espace presque vide, semblable à une volumineuse vacuole qui renferme encore quelques résidus nucléaires et quelques granulations protoplasmiques. Le corps protoplasmique, au début de la dégénérescence, présente presque constamment une hypertrophie de sa substance, qui peut être plus ou moins considérable ; puis cette substance devient granuleuse ; ces granulations se séparent les unes des autres et forment des amas irrégulièrement distribués dans le corps cellulaire. Ces amas sont presque toujours disposés autour de quelques résidus nucléaires, preuve manifeste que la chromatine, même aux derniers stades de la dégénérescence, exerce une action attractive particulière sur les granulations cytoplasmiques.

Le Nebenkern peut échapper pendant un certain temps à cette destruction et demeurer comme une tache plus colorée au sein de l'espace cellulaire (fig. 22), mais il ne tarde pas à se résoudre également en une petite masse de granulations qui bientôt se disséminent dans l'aire cellulaire. Les derniers restes de la membrane d'enveloppe et les granulations cytoplasmiques finissent par disparaître ; elles laissent ainsi en liberté la chromatine du noyau dégénéré, qui, sous forme de fragments plus ou moins volumineux, se trouve distribuée d'une façon irrégulière parmi les éléments sains du tube séminal ou au milieu de ce tube.

Les phénomènes de pycnose, de caryorrhexis, de caryolyse qui se passent dans le noyau lors de ce mode de nécrobiose, sont identiques à ceux qu'on observe dans la dégénérescence hyaline ; en général, la caryorrhexis par séparation des micro-

somes est la plus fréquente. Quelquefois, le réseau chromatique se gonfle, les microsomes se soudent les uns avec les autres et il se forme un réticulum dont les travées homogènes se rapprochent de plus en plus et forment par leur coalescence un grain chromatique très coloré.

Dans d'autres circonstances, les microsomes se rassemblent en sphérules plus volumineuses, quelquefois de taille presque égale. La figure 22, par exemple, nous montre un noyau rempli de grains très serrés les uns contre les autres; on ne voit plus de membrane nucléaire. Dans la figure 25 nous voyons une autre variété de ce même processus; les éléments chromatiques se sont fusionnés en grains plus volumineux, rangés régulièrement tout autour de la face interne de la membrane nucléaire. Si on suit les stades ultérieurs de ce mode de nécrobiose, on observe, comme dans la dégénérescence hyaline, que les grains chromatiques se fusionnent la plupart du temps en une masse unique. Quelquefois, les microsomes se séparent au contraire les uns des autres dès le début de la dégénérescence, la membrane nucléaire disparaît, et ils se dispersent parmi les granulations protoplasmiques (fig. 28, 29).

Dégénérescence vacuolaire. — Dans les spermatocytes de jeune Rat, nous avons rencontré une variété curieuse de dégénérescence. Le noyau de ces cellules peut présenter une ou plusieurs vacuoles, ordinairement fort régulières, qui refoulent le réticulum chromatique contre la face interne de la membrane d'enveloppe. Au centre, ou la plupart du temps à l'un des pôles de la vacuole, on rencontre un corps spécial qui se teint en vert lumière par le procédé de Benda. De semblables figures ont été vues par **Flemming** (21), **Drüner** (46) dans le testicule de Salamandre. Pour **Flemming** (21), la chromatine commence par diffuser dans tout le noyau, et dans cette masse homogène se creusent ultérieurement des espaces vacuolaires.

D'après **Drüner** (86), c'est la présence de ce corps achromatique qui détermine la vacuolisation du noyau, et plus cette vacuolisation est avancée, plus les corps achromatiques sont nombreux et volumineux; il les considère comme des parasites du noyau, des *Micrococcidies caryolytiques*.

Comme **Drüner** (46), nous avons rencontré des corps particuliers à l'intérieur du noyau en dégénérescence vacuolaire. Si on colore une coupe de testicule de jeune Rat à la safranine et au vert lumière, on voit, dans certains noyaux, une petite masse verte, de forme assez irrégulière, de 3-4 μ de diamètre, autour de laquelle se forme un liséré clair par suite du retrait du réseau chromatique ; cet espace clair augmente de plus en plus et il se constitue une vacuole ronde ou ovale, régulièrement sphéroïdale, comme on peut s'en convaincre en faisant mouvoir la vis micrométrique, à l'intérieur ou à l'un des pôles de laquelle se trouve le corps en question. Quelquefois on remarque deux ou trois alvéoles dans le noyau, mais généralement il n'en existe qu'un seul, qui s'accroît de plus en plus, refoule excentriquement le réseau chromatique et finit par occuper presque tout l'espace nucléaire. Les travées de ce réseau se soudent les unes aux autres et s'appliquent à la face interne de la membrane du noyau, mais elles diminuent de nombre et de volume comme s'il se faisait une véritable absorption de chromatine. Dans certains éléments, elles se résolvent en leurs microsomes constitutifs; ceux-ci disparaissent peu à peu à l'intérieur de la membrane nucléaire, qui reste seule visible. Le protoplasma, pendant le processus de vacuolisation du noyau, peut se rétracter sur lui-même et se transformer en une substance homogène et hyaline; mais, le plus souvent, il devient granuleux, l'enveloppe cellulaire disparaît et les granulations cytoplasmiques s'échappent et se dissolvent dans la substance intercellulaire; en même temps il peut montrer des phénomènes de dégénérescence graisseuse.

Quant au corps intravacuolaire, il est presque toujours unique dans les spermatocytes de jeune Rat, rarement on en rencontre deux ou trois; dans la double coloration par la safranine et le vert lumière, il prend une teinte verte et nous montre un aspect plus ou moins irrégulier : quelquefois il est allongé contre la face interne de la membrane du noyau, souvent il paraît arrondi, d'autres fois ses bords sont très découpés; presque toujours on le voit à un pôle d'une vacuole, contre la paroi du noyau qu'il repousse plus ou moins; mais on le rencontre aussi au centre

même de cette vacuole ou contre la masse du réseau chromatique. En l'examinant avec attention et en faisant mouvoir la vis micrométrique, on peut apercevoir dans sa substance deux ou trois points clairs, homogènes, qui, dans certaines circonstances, peuvent se colorer par la safranine; si on se sert de violet de gentiane, ils s'emparent de ce réactif avec une grande énergie et ressemblent alors à un nucléole caryosome isolé dans l'alvéole intranucléaire. Dans certains cas, on peut rencontrer de semblables éléments dans le protoplasma des cellules.

Quels sont ces éléments? Sans vouloir préjuger d'une façon absolue sur leur nature et leur signification, nous dirons cependant que nous sommes tenté d'admettre l'opinion de **Drüner** (46) et de voir dans ce corpuscule particulier et dans les différents aspects du noyau vacuolisé qui le renferme les différents stades d'une invasion parasitaire. Ce parasite traverserait le corps de la cellule, pénétrerait dans le noyau, absorberait une partie de la chromatine et repousserait l'autre à la périphérie par ses mouvements giratoires. Quant à savoir à quelle variété de parasite on aurait affaire, c'est ce dont nous ne nous occuperons pas ici; nous ferons remarquer seulement qu'il répond assez à la description donnée par **Drüner** du *Micrococcidium caryolyticum*, rencontré par lui dans le testicule de la Salamandre.

Jetons maintenant un coup d'œil d'ensemble sur les phénomènes nécrobiotiques qui frappent les cellules sexuelles pendant la période de repos cellulaire. Le protoplasma peut devenir hyalin par la coalescence et la fusion de ses granulations constitutives; ces masses hyalines se fragmentent quelquefois et se dissolvent peu à peu dans le liquide intercellulaire.

Le protoplasma peut également subir la dégénération granuleuse. La plupart du temps, au début de cette dégénérescence, la masse de ce protoplasma augmente d'une façon assez notable; puis elle se décompose ensuite en granulations qui disparaissent à la suite de leur dissémination et de leur dissolution ultérieures (plasmarrhexis).

Dans le noyau, les microsomes du réseau chromatique peuvent se gonfler, se souder les uns aux autres, et former ainsi un réseau à travées homogènes qui se condensent en une masse

unique (pycnose); ils peuvent aussi se rassembler en fragments chromatiques, de taille plus ou moins inégale, qui se soudent en plusieurs blocs ou en un seul bloc fortement coloré, ou bien qui se dispersent dans le cytoplasma; ils peuvent encore se séparer les uns des autres, se disséminer dans tout le champ nucléaire ou, par leur coalescence, donner les figures les plus bizarres (caryorrhexis). D'autre part, une partie de la chromatine peut subir un processus dégénératif, différent de celui qui atteint l'autre partie du noyau. Dans certains cas, les microsomes se dissolvent en une substance liquide qui imbibe le noyau et le cytoplasma (caryolyse).

Enfin, à la suite de ces processus nécrobiotiques, la chromatine nous présente des phénomènes métachromatiques intéressants. Après l'action de la safranine et du violet de gentiane, nous observons des chromatines teintes, dans les mêmes conditions, en violet, en rouge pourpre, en violet noir, en bleu grisâtre, en rose vif; à la fin du processus dégénératif, le réseau nucléaire n'absorbe presque plus les matières colorantes basiques et se colore par les réactifs cytoplasmatiques.

La substance du Nebenkern le plus souvent se dissout et cesse d'être visible dans le protoplasma des cellules en dégénérescence hyaline, ou elle se rassemble en une petite sphère très colorée et isolée du cytoplasma environnant par une auréole claire; dans la dégénérescence granuleuse du protoplasma, elle peut résister quelque temps à ce processus et demeurer dans l'aire cellulaire sous la forme d'une tache homogène; enfin, elle peut encore se décomposer en un plus ou moins grand nombre de fragments qui se perdent au sein de granulations protoplasmiques.

Le corpuscule central subit aussi des modifications variables et semble pouvoir se gonfler en masses arrondies, profondément modifiées au point de vue chimique.

Le corps chromatique de Hermann peut augmenter de volume, conserver ses caractères jusqu'à la fin du processus nécrobiotique et garder sa colorabilité, alors que la substance chromatique du noyau l'a complètement perdue. Il peut se transformer en une masse parfaitement sphérique ou disparaître

plus ou moins tôt à la suite de la dissémination de sa substance en grains très ténus.

Tels sont les principaux modes de dégénérescence qui frappent les diverses parties constitutives d'une cellule séminale pendant le stade de repos cellulaire. Ce que nous désirons surtout faire ressortir, c'est que la dégénérescence commence par frapper tantôt le protoplasma, tantôt le noyau. On rencontre souvent des cellules dont le noyau semble tout à fait normal, et dont le protoplasma, notablement rétracté à l'intérieur de la loge que lui formait la substance intercellulaire, montre une transformation hyaline assez avancée. Un phénomène analogue a été signalé par **Henneguy** (19), qui a trouvé dans la granulosa du *Rhinolophus* des cellules dont le noyau paraissait normal et dont le cytoplasma, dégénéré et diffluent, renfermait des gouttelettes graisseuses et des vacuoles. — Dans la plasmarrhexis des cellules séminales, le cytoplasma commence en général à montrer des signes pathologiques et à augmenter de volume, tandis que le noyau conserve son aspect caractéristique. — Dans d'autres circonstances, plus rares, on peut remarquer des noyaux dont le réticulum se resserre peu à peu en restant toujours entouré par la membrane chromatique qui le suit dans son retrait; mais le cytoplasma conserve sa forme et son aspect primitifs; le noyau dégénéré ressemble, dans ces conditions, à une petite sphère flottant librement dans une cavité plus grande qui représente l'emplacement occupé autrefois par le noyau (fig. analogue à 31).

Nous interpréterons ces faits plus loin. Ils sont infiniment plus nets et plus caractéristiques dans les éléments sexuels qui dégénèrent pendant le stade cinétique, et que nous allons maintenant étudier.

II

Phénomènes dégénératifs offerts par les cellules en activité caryocinétique.

Les modifications dégénératives présentées par le cytoplasma pendant la caryocinèse et pendant le stade de repos cellulaire

sont les mêmes. Il peut se rétracter, devenir réfringent, homogène, à la suite de la transformation hyaline de la substance; ou bien il augmente de volume et se désagrège en granulations qui se dispersent et s'effacent dans le liquide intercellulaire après la disparition de la membrane cytoplasmique. Dans quelques cas, une partie du protoplasma ainsi dégénéré peut subir la transformation graisseuse.

Examinons tout de suite les modifications qui atteignent les figures achromatiques et chromatiques pendant les divers stades de la mitose. Si l'on examine à un fort grossissement une coupe de testicule d'un jeune animal ou d'un testicule atrophié, on remarque que certaines cellules séminales, en voie de caryocinèse normale, peuvent être frappées par la mort à n'importe quel stade de leur activité cinétique. On remarque d'autre part que certains éléments nous offrent toutes sortes de formes mitotiques anormales et s'écartent de la mitose typique, par la distribution inégale des chromosomes dans les deux étoiles filles (mitoses asymétriques), par la disposition désordonnée de ces chromosomes (mitoses désordonnées), par leur nombre et leur volume (mitoses hyperchromatiques et hypochromatiques), par le nombre et la situation des centres cinétiques cellulaires (mitoses pluripolaires et figures caryocinétiques rudimentaires), par la perturbation qui s'introduit dans le cycle des phases mitotiques.

1° *Mitoses qui dégénèrent à un stade quelconque de leur évolution.* — Étudions en premier lieu les mitoses qui commencent par évoluer normalement et qui sont arrêtées dans leur évolution par la dégénérescence. Les frères **Hertwig** (47) ont montré qu'avant la métamorphose caryocinétique, le noyau présentait une augmentation de volume manifeste; au moyen de substances chimiques stupéfiantes (eau chloroformée, solution d'hydrate de chloral à 0,2 p. 100), ils sont parvenus à dissocier ces deux phénomènes successifs, à annihiler l'un en laissant persister l'autre; ils ont aussi montré que ces deux stades mitotiques sont jusqu'à un certain point indépendants. Le processus dégénératif peut réaliser une semblable dissociation dans la succession des premières phases cinétiques, et arrêter la vie

du noyau après la manifestation initiale de son activité reproductrice. Dans les grandes cellules sexuelles de jeune Cobaye, avant le stade spirem de la prophase, on observe une augmentation assez considérable de la chromatine qui se trouve disposée en un réseau continu et qui retient énergiquement les matières colorantes. — La dégénérescence peut atteindre les noyaux pendant cette période préparatoire de ses métamorphoses cinétiques. Les travées du réseau chromatique se gonflent, se soudent les unes aux autres et forment bientôt par leur coalescence une masse irrégulièrement mamelonnée, très colorée, très volumineuse, au sein d'un cytoplasma en plasmarrhexis (fig. 21, pl. XII). En comparant la série des phénomènes morbides montrés par les cellules sexuelles qui dégénèrent à ce stade, il semble, en général, que le cytoplasma présente déjà certaines manifestations nécrobiotiques alors que le noyau possède encore son aspect normal.

Suivons l'évolution mitotique des noyaux sexuels et les manifestations morbides qu'ils présentent à chacune des étapes de leurs transformations successives. Comme nous allons le voir, la distinction que les **Hertwig** (47) ont établie entre la croissance et la métamorphose du noyau en mitose est susceptible d'être étendue aux différents stades de celle-ci.

Quand on examine à un fort grossissement une coupe de testicule jeune, on aperçoit de distance en distance des cellules qui montrent d'assez volumineux amas chromatiques, des chromosomes intacts, des traînées de fines granulations chromatiques disposées bout à bout, et enfin d'autres grains de même nature dispersés sans ordre dans le cytoplasma. — L'examen des noyaux voisins nous explique aisément la genèse de cette figure. Ces noyaux, pour la plupart, se trouvent au stade spirem serré et montrent leurs chromosomes rassemblés à l'un des pôles de l'aire nucléaire. Dans les éléments atteints par le processus nécrobiotique, les chromosomes se gonflent, se soudent, et représentent finalement un corps en forme de croissant, plus ou moins fenêtré, duquel se détachent quelques chromosomes isolés; quelques boyaux nucléaires demeurent indépendants, puis émigrent dans le cytoplasma devenu hyalin ou granuleux.

Ces boyaux ne subissent pas le gonflement considérable qui atteint les chromosomes réunis en un feutrage serré à l'un des pôles du noyau (pl. XIV, fig. 1, 2, 3).

A une époque plus avancée de la nécrobiose, la chromatine forme un ou plusieurs amas de substance homogène, à bords nets et souvent anguleux; les chromosomes isolés se résolvent en leurs microsomes élémentaires; ces microsomes forment tout d'abord des traînées de grains régulièrement espacés; puis ils se dissocient, se dispersent dans tout le cytoplasma, et s'arrêtent souvent en grand nombre à la face interne de la membrane cellulaire (fig. 4). Peu à peu, ces granulations deviennent à peine visibles et figurent une fine poussière de points colorés.

Par conséquent, l'évolution mitotique, commencée et poursuivie régulièrement jusqu'à la phase spirem serré, peut s'arrêter tout à coup à cette phase.

Quand les chromosomes, au deuxième stade de la prophase, figurent par leur disposition l'aspect du spirem lâche, ils offrent très fréquemment des manifestations dégénératives variées. Dans la grande majorité des cas, ils se séparent les uns des autres, émigrent dans le cytoplasma, franchissent même les limites de la cellule, se dissolvent peu à peu dans la substance intercellulaire, et perdent graduellement la propriété de fixer les matières colorantes basiques (fig. 5 et 6). J. Claessen (48) a constaté de semblables phénomènes dans les cellules carcinomateuses. Un certain nombre de ces chromosomes se dissocient en leurs microsomes constitutifs qui se dispersent dans le champ cellulaire et disparaissent; quelquefois ils se gonflent, se soudent en amas de forme variable. Dans tous les cas, il est rare que les premières manifestations dégénératives les atteignent simultanément, ou qu'ils présentent en bloc un mode identique de nécrobiose; dans un même noyau, un groupe de chromosomes peut présenter un habitus nécrobiotique déjà fort avancé, alors que la plupart des autres gardent un aspect parfaitement normal; bien plus, les uns peuvent se gonfler et se rassembler en une masse chromatique homogène, les autres au contraire se résolvent en fines granulations.

L'évolution mitotique des cellules qui sont parvenues au

stade monaster peut être arrêtée à ce stade. Les chromosomes se décomposent souvent en grains plus ou moins volumineux, quelquefois de taille à peu près égale, se disposent en une contellation de granulations nombreuses au niveau de l'équateur de la cellule (fig. 7), ou se rassemblent à ce niveau en une plaque homogène unique (fig. 9, 22, 19); d'autres fois, les uns se transforment en masses chromatiques par leur coalescence, les autres se dissocient en leurs microsomes constitutifs (fig. 12, 23). — Dans la dégénération hyaline, la figure achromatique disparaît la plupart du temps, dès que le protoplasma commence à montrer des signes de transformations nécrobiotiques. Cependant elle persiste quelquefois avec les derniers restes de la cellule sous la forme d'un bicône, d'une bande homogène ou de quelques stries plus sombres parcourant longitudinalement le protoplasma hyalin (fig. 22). — Dans la transformation granuleuse du corps cellulaire ou plasmarrhexis, les filaments achromatiques disparaissent aussi dès les premières manifestations de dégénérescence; mais souvent ils persistent sous forme de filaments incomplets et n'existant qu'aux deux pôles de la cellule, ou se présentent fragmentés, disloqués et orientés un peu dans tous les sens, ou se groupent en plusieurs faisceaux distincts. — Les corpuscules polaires semblent disparaître très vite; dans certains cas cependant, on peut voir des centrosomes considérablement augmentés de volume et caractérisés surtout par leur faible colorabilité; **Hansemann** (42) a fait la même observation dans les mitoses de cellules carcinomateuses. Ces corpuscules polaires, dans certaines conditions, se déplacent souvent et entraînent avec eux une moitié de la figure achromatique qui s'incline ainsi, suivant un angle plus ou moins aigu, sur la partie correspondante du fuseau (fig. 18).

Les mêmes phénomènes s'observent pendant les stades de l'ascension polaire et du dyaster. On constate alors deux couronnes chromatiques homogènes et plus ou moins régulières (fig. 18, 26), réunies parfois par des tractus chromatiques effilés, ou des amas de granulations irrégulières disposées aux deux extrémités de la cellule (fig. 13), ou des chromosomes gonflés et disposés sans ordre à la place des deux étoiles-filles. La dégé-

nérescence peut atteindre une couronne polaire, tandis que l'autre conserve un aspect plus ou moins normal. **H. Stroebe** (49), **Jurgens** (50), ont signalé un fait semblable dans les cellules des tissus enflammés et dans les cellules cancéreuses. Dans certains cas, chacune des deux couronnes subit un mode dégénératif particulier; la figure 15 nous montre en *c* une cellule primitivement au stade dyaster; les chromosomes de l'étoile-fille supérieure se sont soudés en une masse homogène; ceux qui constituaient l'étoile-fille inférieure se sont déformés et dispersés dans le cytoplasma, parmi les filaments achromatiques qu'on voit fragmentés et orientés dans tous les sens. Par conséquent les deux parties du dyaster ne sont pas nécessairement liées l'une à l'autre et peuvent subir un mode involutif différent. Bien plus, l'une de ces parties peut continuer son mouvement caryocinétique, tandis que la vitalité de l'autre s'atténue puis s'arrête. Dans la figure 20, par exemple, nous constatons que l'une des couronnes polaires s'est transformée en un noyau de spermatide jeune assez caractéristique; la constitution grossière du nucléole, l'expulsion de corps chromatiques extranucléaires (*c*) ont même été réalisées; les chromosomes de la couronne polaire opposée (*b*) se sont rassemblés en une plaque chromatique; cette forme dégénérative nous indique qu'ils ont perdu leur vitalité à ce stade.

Les deux parties du dyaster donnent souvent naissance à un dispirem qui disparaît sitôt après sa formation. Dans la fig. 10, nous constatons dans un protoplasma en plasmarrhexis deux pelotons-filles dont les chromosomes sont réduits à l'état de minces filaments à peine teintés par les matières colorantes. Dans d'autres cas, ces chromosomes se séparent les uns des autres, se décomposent en fins microsomes, ou se condensent en amas chromatiques informes.

L'évolution caryocinétique peut parcourir toutes ses étapes sauf la dernière et aboutir à la création de deux noyaux-filles qui ébauchent une organisation incomplète dans un cytoplasma déjà dégénéré et qui reste indivis (fig. 16). En suivant, sur une série d'exemples semblables, la genèse de ces formations il est possible de se convaincre que la dégénération commence sou-

vent par atteindre le protoplasma; les figures nucléaires semblent pouvoir évoluer quelque temps encore avant de subir le contre-coup de ce processus nocif.

Enfin les noyaux-filles dégénèrent quelquefois après la formation de la plaque cellulaire ou immédiatement après la séparation des deux cellules-filles; dans ces conditions, celles-ci peuvent être encore réunies par les restes fusoriaux.

La figure 25 nous montre un spermatocyte de jeune Rat dont les noyaux-filles ne sont plus représentés que par des fragments chromatiques disséminés; dans le cytoplasma on voit encore le reste fusorial et les corpuscules intermédiaires. Dans la fig. 15, nous voyons en *l* des noyaux déformés à l'intérieur de masses protoplasmiques encore réunies par les restes fusoriaux de la mitose qui vient de finir son évolution.

Comme on le voit, l'activité caryocinétique peut s'emparer d'un noyau, se poursuivre normalement pendant plusieurs phases, puis s'arrêter à une période quelconque de ces métamorphoses successives; les figures-filles ne sont pas nécessairement liées l'une à l'autre par leur destinée involutive; l'une peut dégénérer presque immédiatement après sa formation et l'autre franchir quelques étapes mitotiques de plus pour disparaître ensuite; il semble enfin que la métamorphose cytodiérétique puisse se continuer encore au sein d'un protoplasma ayant perdu depuis quelque temps tout caractère vital.

Cette absence de division cellulaire consécutive à une division nucléaire a été observée par certains auteurs qui considèrent ce fait comme un phénomène pathologique. **D. Hansemann** (42) l'a rencontrée dans les mitoses des cellules carcinomateuses, **W. Flemming** (21) dans les cellules pigmentaires de la Salamandre, **K. W. Zimmermann** (51) dans les larves de Salamandre en état de dénutrition.

2° *Mitoses asymétriques.* — Nous avons examiné jusqu'ici les éléments qui commencent normalement leurs mouvements caryodiérétiques et qui sont surpris par la dégénérescence à un stade quelconque de leur évolution. Nous allons étudier maintenant des cellules qui, avant de disparaître, montrent des signes agonaux et aberrants. Un des phénomènes qu'on constate

le plus fréquemment, c'est la distribution inégale des chromosomes dans les deux étoiles-filles et la genèse des noyaux inégaux. Ces figures sont dites mitoses asymétriques. Nous avons cherché à observer cette variété de mitose dans des coupes relativement épaisses, de façon à obtenir des cellules complètes et à éviter autant que possible que la coupe intéressât une figure d'un dyaster en laissant l'autre intacte. Ces mitoses asymétriques ont été vues fréquemment dans les tissus pathologiques et en particulier dans les carcinomes par **Ribbert** (52), **Hauser** (53), **Kruse** (54), **Karg** (55), **Vitalis Müller** (56), **Stroebe** (49), **Noeggerath** (57), **Hanau** (58), **Klebs** (59), **Hansemann** (42). Pour **Klebs** (59), **Alberts** (60), **Hansemann** (52), **Kruse** (54), ces mitoses asymétriques ne se rencontrent que dans les tumeurs malignes. **Hansemann** (42), qui a étudié des tumeurs de vingt-quatre sortes, dont douze carcinomes, affirme n'avoir trouvé cette variété de caryocinèse que dans les cellules carcinomateuses : « In keiner anderen Geschwulst, auch nicht in Sarcomen, in keiner Hyperplasie, Entzündung, Regeneration, oder in einem normalen Gewebe konnte auch nur eine Andeutung einer asymmetrischen Teilung aufgefunden werden... Im Ganzen verfüge ich über die genauesten Untersuchungen von über 90 tadellos-fixierten Objecten. » **Kruse** (54) porta ses recherches sur six carcinomes, deux sarcomes, deux myxomes, et un papillome des cordes vocales. Il trouva dans les carcinomes des mitoses asymétriques, des mitoses hypochromatiques, des chromosomes disséminés sur le fuseau achromatique, sans observer rien de semblable dans les autres tumeurs précitées. **Ribbert** (52) conclut dans le même sens : « Diese Formen — nämlich die ungleichen Zellteilungen — scheinen ausschliesslich in Carcinomen vorzukommen. »

Stroebe (49) arrive à une conclusion opposée : les mitoses asymétriques se rencontrent non seulement dans le carcinome, mais dans les néoplasmes de toute nature et dans les tissus normaux enflammés (angiomes hypertrophiques, myxosarcomes de la parotide, polypes muqueux, foyers de régénération). On ne les trouve pas dans les tumeurs à évolution lente. **Vitalis Müller** (56) en découvre dans les sarcomes; il distingue

des mitoses asymétriques avec figures achromatiques nettement visibles, et avec figures achromatiques douteuses ou invisibles qui sont de beaucoup les plus nombreuses ; **Karg** (55) les rencontre aussi dans les tumeurs bénignes, dans les tissus normaux et dans le carcinome. Dans un travail ultérieur, **Stroebe** (49) décrit des caryocinèses asymétriques dans la cornée des Lapins déchirée avec une pointe d'aiguille. **Galeotti** (61) produit également de semblables figures dans les cellules épithéliales de Salamandres dont il avait extirpé un fragment cutané et qu'il avait placées, pendant la cicatrisation de la blessure, dans des solutions très étendues de différentes substances chimiques.

Jürgens (50) confirme les données de ces derniers auteurs, et conclut que les mitoses asymétriques ne caractérisent pas les tumeurs malignes, mais qu'elles se rencontrent dans tous les tissus pathologiques où se passe une multiplication très active des cellules.

Comme on peut le remarquer, ces mitoses asymétriques ont été observées surtout dans les néoplasmes à marche rapide, dans les tissus enflammés, au niveau des foyers de régénération, en un mot dans les tissus où se rencontrent, avec une exubérance particulière, des processus de croissance ou de régénération.

Il n'est pas rare de constater dans les cellules testiculaires jeunes des phénomènes cytodiérétiques qui aboutissent à la constitution de deux asters-filles renfermant chacun un nombre très inégal de chromosomes. Nous ne sommes jamais parvenu à les compter, à cause de la petitesse des éléments et de la coalescence des bâtonnets chromatiques; dans la grande majorité des cas, en effet, ces figures sont dégénératives; presque aussitôt leur formation, les chromosomes se gonflent et se soudent en bloc ou en plaques chromatiques irrégulières. Cependant, dans un certain nombre de cas, le mouvement caryocinétique poursuit son évolution; on assiste ainsi à toutes les étapes de la formation de deux noyaux-filles inégaux. Par exemple, dans la figure 27, on constate deux noyaux produits à la suite d'une semblable division asymétrique, le noyau supérieur représente en volume à peine le $\frac{1}{4}$ ou le $\frac{1}{5}$ du noyau inférieur.

Le nombre approximatif des chromosomes qui constituent l'aster le moins important peut être très réduit; souvent on ne compte à ce niveau que trois ou quatre fragments chromatiques; dans ces conditions, nous n'avons jamais pu saisir leur métamorphose en un spirem-fille et en un noyau-fille rudimentaire; nous les avons toujours vus ou bien se disperser dans le cytoplasma, ou bien se fragmenter en corpuscules très ténus, ou bien se rassembler en une masse unique plus ou moins anguleuse. L'aster opposé, au contraire, la plupart du temps se transforme en un noyau-fille souvent très volumineux, dont le contenu chromatique est plus abondant qu'à l'état normal; c'est un noyau hyperchromatique.

La division nucléaire asymétrique existe donc, non seulement dans les néoplasmes et dans tous les tissus pathologiques à croissance rapide, mais aussi dans le testicule jeune. **Rabl** (62), **Heuser** (63), **Guignard** (64), **Roux** (65), etc., veulent que, dans la mitose, la division nucléaire se fasse toujours mathématiquement en deux parties égales; nous voyons qu'il y a de nombreuses exceptions à la règle établie par ces auteurs et qu'une répartition inégale des chromosomes dans les étoiles-filles n'est pas un obstacle à l'évolution caryocinétique. Cependant, dans le testicule tout au moins, les rejetons dénaturés issus d'une semblable division monstrueuse sont destinés à disparaître et doivent d'ailleurs disparaître. Remarquons d'abord que ces mitoses ne se produisent que dans les néoplasmes surtout dans les néoplasmes malins, dans les foyers de régénération, dans les organes enflammés, dans les éléments séminaux jeunes qui tentent, par une prolifération exubérante, de devancer le moment où ils auront leur droit de présence et leur rôle. Toutes ces cellules sont à l'avant-garde de la vie; elles représentent des essais, des tâtonnements locaux; c'est une folie vitale qui enfante des monstres. Ces malformations cellulaires peuvent être rapprochées des malformations congénitales; celles-ci sont le résultat d'expériences faites par la Nature que **Pfitzner** (93), compare, à la suite d'une personnification pittoresque et frappante, à une élève qui se serait introduite dans le laboratoire de **Born** ou de **Roux**. Autrement dit, tous ces éléments n'ont

pas de déterminisme fonctionnel et dégénèrent, mais avant de disparaître ils font des tentatives vitales incohérentes dont les mitoses asymétriques sont un frappant exemple. Elles doivent disparaître parce qu'elles réalisent aussi peu que possible les conditions morphologiques nécessaires à une cellule sexuelle. Les travaux de **Flemming** (21), **Guignard** (64), **Rabl** (62), **Strasburger** (66), **Platner** (67), **Boveri** (68), **Schewiakoff** (69), etc., ont montré que le nombre des segments chromatiques a une grande importance au point de vue de la spécificité cellulaire; c'est un facteur essentiel de la signification biologique d'un élément sexuel. On conçoit facilement que le noyau, support des propriétés héréditaires mâles, doive apporter dans le phénomène de la fécondation une contribution substantielle, l'idioplasma, pour ainsi dire mathématiquement constante. Aussi, la survivance de toute cellule sexuelle hyper- ou hypochromatique est-elle une impossibilité physiologique.

Dans un certain nombre de ces mitoses asymétriques, on remarque un phénomène important et suggestif, que nous retrouverons d'ailleurs dans nombre de processus caryocinétiques anormaux. On sait que dans les spermatocytes de Rat il existe dans le cytoplasma, outre les Nebenkerne et les centrosomes, un corps chromatique extranucléaire, décrit par **F. Hermann** et par **J. Moore** (2), et désigné par ce dernier auteur sous le nom de « corps chromatique de Hermann » ou simplement de « chromatic body ». Dans la division normale hétérotypique que subissent les spermatocytes avant de se transformer en spermatides, le corps chromatique en question est résorbé et disparaît complètement. Les spermatides très jeunes montrent également dans leur cytoplasma des granulations particulières et très colorées qui proviennent du noyau dont la capacité chromatique diminue proportionnellement. Ces granules plus ou moins volumineux ont été vus par **Field** (70) et bien décrits par **J. Moore** (2) chez les Mammifères et surtout chez *Branchipus*. Ils ne tardent pas à se rassembler en une masse unique qui prend place à côté du noyau et qui correspond au corps chromatique de Hermann de tout à l'heure. Ce que nous devons retenir de l'histoire de ces corps extranucléaires, c'est qu'ils disparais-

sent pendant la mitose du spermatocyte pour devenir partie constituante de la figure chromatique du noyau en cinèse, et pour reparaître ensuite dans le spermatide sitôt après sa naissance. Sans doute, il s'agit là de réserves chromatiques particulières, et ces réserves ne sont jamais laissées de côté par les spermatocytes en mitose. Dans nombre de caryocinèses asymétriques, comme dans les caryocinèses multipolaires, désordonnées, etc., on ne remarque aucun mouvement dans ce corps extranucléaire. Il reste oublié dans le cytoplasma, demeure intact sous forme d'une masse allongée, irrégulière et granuleuse, ou se résout en corpuscules chromatiques extrêmement ténus, ou bien encore se transforme en une sphère très colorée et très réfringente. On le retrouve dans le protoplasma pendant toutes les étapes de la mitose, et quand celle-ci aboutit à la formation de deux noyaux-filles inégaux, on remarque qu'il n'existe qu'un seul corps semblable pour les deux noyaux susindiqués (fig. 27, c). Par conséquent l'incitation vitale, la mise en jeu du mécanisme cellulaire peut avoir assez d'énergie pour mettre en branle les activités particulières du noyau, pour déterminer l'édification des bâtonnets chromatiques, leur ordonnancement en pelotons, leur distribution en étoiles-filles dont l'héritage chromatique est plus ou moins équitable; mais ce mécanisme paraît, dans certaines conditions, incapable de se transmettre à des rouages plus éloignés, plus inaccessibles, plus accessoires peut-être, et qui en tout cas refusent de se mettre en mouvement.

Dans ces testicules jeunes nous constatons une autre variété de produits monstrueux que nous rapprocherons des mitoses asymétriques parce qu'ils en dérivent pour la plupart; nous voulons parler des cellules hyperchromatiques et hypochromatiques.

3° *Cellules et mitoses hyper- et hypochromatiques.* — Une cellule sera hyperchromatique quand la quantité de sa substance nucléaire sera beaucoup plus abondante que la substance nucléaire des cellules normales de même variété. Ces cellules ont été vues et étudiées dans les tissus pathologiques et surtout dans les tumeurs. **Cornil** (71), **Borrel** (72), **Hansemann** (42),

Strœbe (49) dans les tumeurs carcinomateuses, **Klebs** (59), **Baumgarten** (73) dans les cellules géantes des follicules tuberculeux, **Fütterer** (74) dans les cellules géantes du sarcome, **G. Galeotti** (61), dans les foyers de régénération après extirpation d'un lambeau cutané, ont décrit des éléments remarquables par la masse considérable de leur chromatine. Dans les cellules testiculaires jeunes, dans les spermatocytes nouvellement formés, dans les jeunes spermatides, ou bien dans les grandes cellules sexuelles à la fin de la période embryonnaire du testicule, on constate souvent semblable particularité. Souvent on observe des éléments très volumineux, dont la substance cytoplasmatique comme la substance nucléaire paraît avoir subi une hypertrophie considérable; il n'est pas très rare de rencontrer, par exemple, de très jeunes spermatides dont le noyau possède 3 ou 4 fois les dimensions du noyau d'une spermatide normale. Mais ces cellules sont surtout caractéristiques pendant leur évolution caryocinétique. On remarque quelquefois des cellules en mitose bipolaire ou multipolaire la plupart du temps dont les plaques équatoriales ou les étoiles-filles attirent l'œil par leurs dimensions et leur coloration intense (fig. 8, 29).

Cette augmentation de la chromatine paraît être due à l'augmentation du nombre et du volume des segments chromatiques. Pour expliquer ce processus, on a invoqué les causes les plus diverses. A propos des cellules carcinomateuses, **Virchow** (75), **Klebs** (59), croient à la possibilité d'un apport de matériaux chromatiques par l'intermédiaire des globules blancs. **Flemming** (21), **Hansemann** (42) admettent que la fissuration longitudinale des chromosomes peut s'opérer plusieurs fois de suite; dans les spermatocytes de la Salamandre, **Flemming** (21) a montré que, pendant l'anaphase, les segments pouvaient augmenter jusqu'au double de leur nombre normal; **Hansemann** (42), **Strœbe** (49), **Claessen** (48), **Galeotti** (61) voient dans ces éléments le résultat de mitoses asymétriques. Nous admettons l'importance de ces deux dernières causes, bien que nous n'ayons jamais observé directement la division longitudinale des segments chromatiques. Mais nous avons vu fréquemment des mitoses asymétriques donner naissance à des cellules hyperchromatiques. Cependant

nous pensons qu'il faut également prendre en considération le mode nutritif des cellules, qui, d'après nous, pourrait transformer une cellule normale en cellule hyperchromatique. Comme **W. Roux** l'a montré, le coefficient d'assimilation d'une cellule est en rapport non pas avec la quantité de matériaux nutritifs dont elle est entourée et qui presque toujours existent en abondance plus que suffisante, mais avec la manière d'être de son mécanisme propre.

Toute cellule qui subira dans son mécanisme physiologique et dans le déterminisme qui le règle une perturbation quelconque, verra son pouvoir d'assimilation profondément modifié. Remarquons que les cellules hyperchromatiques du testicule jeune sont aussi des cellules « hypercytoplasmatiques » ; cette hypertrophie du cytoplasma semble avoir peu attiré l'attention des auteurs précités ; elle plaide en faveur d'une nutrition aberrante. L'activité de ces cellules non encore enrôlées dans un cadre organique, sans le déterminisme, encore indisciplinées, pour ainsi dire, ne peut-elle se manifester par une exagération aveugle de leur capacité d'assimilation? Cette vitalité exaltée ne peut-elle provoquer la multiplication de leurs microsomes chromatiques, leur augmentation de volume, ou le dédoublement longitudinal plus ou moins répété de leurs chromosomes? Dans tous les cas, ces éléments ne tardent pas à dégénérer et à disparaître.

A côté de ces cellules hyperchromatiques on rencontre également des cellules hypochromatiques (fig. 15, *l*, *k*). Une raison analogue à la précédente pourrait être invoquée au point de vue de leur genèse, comme d'ailleurs le résultat de divisions asymétriques.

4° *Mitoses pluripolaires.* — Nous avons vu que la division mitotique des cellules hyperchromatiques donnait presque toujours des figures pluripolaires. Cependant des cellules à contenu chromatique à peu près normal peuvent également donner naissance à de semblables figures (fig. 15, *e*, *m*). Nous les avons rarement rencontrées dans les grandes cellules sexuelles en voie de dégénérescence ; elles sont fréquentes au contraire dans les spermatocytes de jeune Rat. Ces caryocinèses pluripolaires ont été vues tout d'abord dans les tissus pathologiques et dans les

tumeurs malignes par **Arnold** (76), **Martin** (77), **Waldstein** (78), **Schottländer** (79), **Cornil** (71), **Borrel** (72), **Demarbaix** (76), **Klebs** (80), **Kostanecki** (81), **Nauwerck** (82), **Hansemann** (42), **Strobe** (83), **Galeotti** (61); presque tous ces auteurs les ont décrites comme des apparences pathologiques; pour eux, on ne les rencontre jamais dans les tissus normaux. Cependant **Rabl** (62), dans différents tissus animaux, **Mayzel** (84), **Flemming** (85) dans le testicule de Salamandre, **Denys** (86) dans les cellules géantes de la moelle osseuse, **Van Bambecke** et **Van der Stricht** (87), **Kostanecki** (81) dans les cellules géantes du foie embryonnaire, **Henneguy** (88) dans le parablaste de la Truite, les ont considérées comme pouvant aboutir à la constitution de noyaux normaux. Elles ont d'ailleurs été retrouvées dans les tissus végétaux par **Strasburger** (89), **Hegelmaier** (90), **Soltwedel** (91), **Guignard** (92). Dans le testicule jeune, ces figures pluripolaires sont bien des apparences pathologiques, car il est rare qu'elles poursuivent jusqu'à la fin leur évolution cytodiérétique. Elles disparaissent en chemin après avoir présenté divers modes de nécrobiose.

Jamais nous n'avons pu constater de centrosome au sommet d'un fuseau achromatique dans ces mitoses pluripolaires, bien que certaines de nos préparations aient été très intensivement colorées, par la méthode de **M. Heidenhain**, à l'hématoxyline ferrique. La survenue de ces mitoses est évidemment l'expression d'une décentralisation cellulaire; les forces moléculaires du cytoplasma et du noyau, au lieu de converger vers une résultante commune, subissent une désorientation complète; comme le dit **Ziegler** (94), il se forme dans la cellule une série de centres dynamiques plus ou moins indépendants. Dans les cas que nous étudions, l'apparition de centres cinétiques multiples est-elle la conséquence d'un dédoublement plusieurs fois répété du centrosome du spermatocyte? Ces centrosomes-filles émigrent-ils dans les divers territoires cellulaires et y exercent-ils une action attractive sur les segments chromatiques? Ou bien sphères attractives et corpuscules centraux ont-ils, dans les phénomènes caryocinétiques, un simple caractère contingent et ces mouvements caryodiérétiques sont-ils sous la dépendance de deux ou de plu-

sieurs systèmes de forces moléculaires, analogues à des pôles d'attraction magnétique? C'est d'ailleurs, à peu de chose près, l'opinion de **Eismond** (95), de **Mitrophanow** (96), de **Bürger** (97), de **Bondoreff** (98). Dans nos éléments, au lieu d'un seul système dynamique commandant l'Énergide, s'en est-il constitué 3 ou 4 dans 3 ou 4 territoires devenus relativement indépendants à la faveur de la disparition de l'autocratie primitive qui centralisait toutes les forces particulières? Nous pencherions volontiers vers cette dernière interprétation, et pour la raison suivante : dans des cellules en pleine évolution mitotique pluripolaire (fig. 24) on remarque parfois que le Nebenkern subsiste dans le cytoplasma en conservant son aspect caractéristique; normalement, il disparaît toujours pendant la caryocinèse. Quelle est la signification du Nebenkern des spermatocytes de Mammifères? Pour **J. Moore** (2), il représente un reste fusorial; les corpuscules centraux sont situés loin de lui, dans le voisinage du noyau. Pour **Niessing** (3), ce Nebenkern est une sphère attractive; il y décrit 2 à 3 centrosomes, une zone centrale ou médullaire, une zone corticale de laquelle partent les rayons de l'aster sur lesquels il distingue le « phénomène des lignes concentriques ». Nous n'avons pu vérifier sur nos préparations la réalité du fait avancé par **Niessing** (3). En tout cas, si le Nebenkern représente réellement une sphère attractive, faut-il admettre que la caryocinèse anormale s'est faite en dehors des lois naturelles et sans le concours de cette sphère attractive? Nous ne voulons pas affirmer sans autres preuves un fait si important. Quoi qu'il en soit, il se produit ici un phénomène analogue à celui que nous signalions à propos du corps chromatique de Hermann pendant certaines mitoses asymétriques. Le Nebenkern, en totalité ou en partie, échappe au dynamisme cellulaire et vraisemblablement aussi le territoire cytoplasmatique ambiant. Nous voyons là une nouvelle preuve que, dans les mouvements mitotiques anormaux, certaines régions de la cellule ne participent pas au branle-bas caryodiérétique. Ce phénomène suppose une perturbation profonde dans l'équilibre et la répartition des forces moléculaires de la cellule. Les cytomécaniciens, **L. Drüner** (99), **G. Niessing** (100), **Rawitz** (101),

M. Heidenhain (102), considèrent que le protoplasma sans résistance est soutenu par un système de fibres plasmatiques, par un cytomitome toujours en extension. Pour **M. Heidenhain** ce système rigide s'appuierait, d'une part sur la centro-sphère et d'autre part à la périphérie de la cellule, à la limitante cellulaire qui elle-même est toujours en état de tension. Cette force potentielle contenue dans l'élément au repos se transforme pendant la mitose en énergie cinétique qui irradie et s'étend jusqu'aux confins du *territorium* cellulaire, modifie et met en mouvement toutes ses molécules par l'intermédiaire du système coordonné des *fila* du cytomitome. Si l'on se range à l'opinion deces auteurs, qui d'ailleurs n'est peut-être qu'une séduisante tentative pour l'interprétation des faits de mécanique cellulaire, on ne conçoit pas qu'une particule cytoplasmique puisse échapper à une manifestation quelconque d'énergie puisque toutes ces particules sont indissolublement reliées les unes aux autres. On ne conçoit pas, dans le cas particulier que nous étudions, que le Nebenkern, l'archoplasma, demeure invariable pendant le déploiement des activités cinétiques, surtout si, avec **G. Niessing** (100), on considère ce Nebenkern comme le point d'appui des fibres cellulaires radiées d'où partiraient les incitations dynamiques. Comme nous le disions tout à l'heure, il faut admettre, non seulement une perturbation profonde dans la répartition des forces intracellulaires, mais aussi un bouleversement complet dans l'ordonnancement de la charpente du cytomitome. Si avec **Henneguy** (111), **Mac Murrich Playfair** (103), **E. Ziegler** (94), **Angel Gallardo** (104), **Wilson** (105), on voit dans le jeu de la caryodiérèse l'effet de forces magnétiques d'attraction ou de répulsion émanées de centres cinétiques, on comprend mieux que certaines parties cellulaires puissent entrer seules en mouvement par le fait de la diminution de l'énergie et de l'influence de ces centres, que d'autres régions demeurent immobiles et quiescentes, que d'autres parties subissent incomplètement cette influence et ébauchent quelques mouvements imparfaits, que le centre cinétique principal de la cellule perde son hégémonie et qu'il se forme plusieurs centres accessoires facteurs des divisions multipolaires.

Dans ces conditions, on s'explique aisément la raison d'être de bien des figures caryocinétiques anormales; l'apparition de deux centres cinétiques inégalement puissants produira des mitoses asymétriques; l'apparition de plus de deux centres donnera des figures pluripolaires; si chacun d'eux possède une énergie différente, les figures chromatiques seront d'importance très inégale, ce qui est d'ailleurs la règle dans les mitoses pluripolaires que nous avons eues sous les yeux. On conçoit très bien que les sphères d'influence de ces forces magnétiques n'atteignent pas toutes les molécules de l'élément, qu'elles laissent des zones neutres où quelques chromosomes, où le corps de Hermann subsistent immobiles, où le Nebenkern, l'unique centre dynamique prépondérant à l'état normal, d'après **Niessing** (3), demeure inactif et quiescent, dépossédé de sa toute-puissance par le démembrement de l'état cellulaire et la genèse de puissances de second ordre au sein de ce dernier.

Ces centres de second ordre paraissent pouvoir se former d'une manière successive. Dans la division multipolaire représentée par la figure 29, on voit qu'un faisceau de filaments achromatiques s'incurve fortement pour se porter sur une des faces latérales de la cellule. Il est vraisemblable que, tout d'abord, la couronne polaire ainsi isolée était sur le prolongement de l'amas chromatique principal; puis il s'est développé un nouveau pôle sur les côtés du fuseau primitif qui a entraîné un certain nombre de chromosomes et déterminé la plicature du fuseau achromatique. Il nous semble aussi que, dans la figure 11, les deux couronnes polaires rudimentaires *b* et *c* ont été formées secondairement. Il se serait développé deux centres cinétiques à une extrémité de l'élément qui auraient déterminé la constitution de deux couronnes polaires aux dépens de la couronne polaire primitive qui existait à ce niveau; ces deux asters se seraient ensuite écartés l'un de l'autre en produisant la séparation longitudinale de la moitié correspondante du fuseau.

D'autre part, pendant ces mitoses pluripolaires, il n'est pas rare de rencontrer des asters en pleine caryorrhexis, alors que les autres paraissent intacts et susceptibles de pouvoir continuer pendant un temps plus ou moins long leur évolution cinétique.

Dans certains cas, ces mitoses pluripolaires aboutissent à la formation de noyaux et de cellules-filles, la plupart du temps hypochromatiques (fig. 15, *l. k.*) qui, d'ailleurs ne tardent pas à dégénérer et à disparaître.

5° *Mitoses désordonnées.* — A côté de ces mitoses asymétriques, hyperchromatiques et pluripolaires, on rencontre fréquemment des mitoses caractérisées par un désordre incomplet ou complet dans la distribution de leurs chromosomes. Le dyaster peut être plus ou moins régulièrement constitué, mais il reste au niveau de l'équateur de la cellule plusieurs segments chromatiques intacts ou bien condensés en globules informes, ou en voie de décomposition en leurs microsomes constitutifs. Dans d'autres cas, le désordre est complet, les segments sont dispersés d'une façon quelconque dans l'aire cellulaire; les uns paraissent fortement gonflés et absorbent énergiquement les matières colorantes basiques; les autres sont au contraire diminués de volume et peu colorés. Parmi ces chromosomes on remarque les filaments achromatiques fragmentés, orientés dans tous les sens. Nous n'avons pu nous rendre compte si la figure achromatique subissait primitivement ou secondairement l'influence dégénérative (fig. 28).

6° *Mitoses par abréviation de développement.* — A plusieurs reprises nous avons pu constater que l'évolution caryocinétique pouvait arriver à son terme ultime, c'est-à-dire à la constitution d'un noyau-fille, sans passer nécessairement par toutes les étapes que franchit la mitose normale. Dans les spermatocytes de jeune Rat, certaines mitoses aboutissent à la formation d'un noyau-fille sans passer par les phases de l'ascension polaire et du dyaster. Si on examine la figure 15, on voit en *g* une cellule hypochromatique issue de la division d'un spermatocyte; à gauche se trouvent les restes du fuseau dont les filaments sont condensés en un cône homogène; à la base du cône en question se trouve un petit noyau qui s'est organisé à l'endroit même où se trouvait la plaque équatoriale. En *h* on remarque l'autre moitié de la figure caryocinétique, la deuxième partie du fuseau et la deuxième étoile-fille. Les fibrilles achromatiques sont dispersées et les chromosomes amalgamés en une plaque unique.

Il est évident que la dégénérescence a atteint la cellule *h* avant la cellule *g*; pour essayer d'interpréter des figures telles que *g*, il faut sans doute admettre que le centre cinétique de cette cellule a perdu son énergie avant que la figure chromatique ait perdu sa vitalité; après avoir ébauché une courte ascension polaire, cette couronne chromatique aura évolué sur place pour se transformer finalement en un noyau-fille. Ce noyau a donc pu se constituer sans repasser par les phases de l'ascension polaire et de dyaster.

Nous avons vu rarement de semblables figures, aussi n'avons-nous pas constaté d'une façon nette le stade spirem qui précède l'édification du noyau. Quoi qu'il en soit, ces phénomènes mitotiques aberrants nous indiquent que toutes les phases de la caryodiérèse ne sont pas nécessairement liées l'une à l'autre, que l'une des phases de ce mécanisme, dont les mouvements se succèdent d'habitude avec une précision pour ainsi dire mathématique, peut fort bien faire défaut sans qu'il s'en suive pour cela un arrêt brusque et fatal dans l'évolution caryocinétique.

7° *Figures caryocinétiques rudimentaires.* — Les spermatocytes des testicules de jeune Rat nous ont montré également un certain nombre de cellules renfermant des figures caryodiérétiques rudimentaires. De semblables figures ont été signalées depuis longtemps dans l'ovule des Mammifères par **W. Flemming** (21), **Janosik** (20), **Schottländer** (18), **Henneguy** (19). D'après **Henneguy** (19), la substance chromatique du noyau peut se fragmenter dans certaines conditions dégénératives et se répartir dans le vitellus sous forme de grains isolés; ces grains deviennent ensuite des centres de formation des figures mitotiques ébauchées. Nous avons suivi un processus comparable aux phénomènes décrits par les auteurs précédents dans les spermatocytes d'un testicule de jeune Rat et au centre de la lumière de deux ou trois canalicules voisins.

Les cellules en question sont pour la plupart hypochromatiques, et leurs noyaux au stade spirem lâche; dans certains éléments on assiste à une dispersion des fragments chromatiques dans le cytoplasma; parmi ces fragments, les uns montrent une dégénération immédiate, se condensent en masses

chromatiques informes, ou se fragmentent en corpuscules d'une ténuité extrême; les autres, par groupes d'importance très variable, abandonnent le centre de l'élément, émigrent dans le cytoplasma, et déterminent autour d'eux une orientation particulière des molécules protoplasmiques qui figurent, par leur disposition rayonnée, de petits fuseaux achromatiques. C'est d'ailleurs la seule manifestation dynamique que ces fragments chromatiques semblent susceptibles de montrer; jamais nous n'avons pu assister à l'évolution de ces figures mitotiques abortives, non plus que les auteurs précédents à propos de la fragmentation de la vésicule germinative. Cependant **Henneguy** (19) a vu une seule fois une semblable figure caryodiérétique rudimentaire ayant dépassé le stade de la plaque équatoriale et ayant atteint le stade dispirem. Le Nebenkern et les corpuscules centraux paraissent demeurer totalement étrangers à la production de ces phénomènes anormaux (fig. 24); jamais nous n'avons vu de corpuscules centraux à l'extrémité de ces radiations fusoriales, lesquelles restent la plupart du temps très indistinctes (fig. 15). D'ailleurs la chromatine semble pouvoir exercer un tropisme particulier sur les éléments achromatiques; dans la figure 14, on remarque des amas informes à partir desquels irradient un peu dans tous les sens des filaments achromatiques.

Par conséquent, dans ce cas encore, nous assistons à une perturbation profonde dans la vie des différents organismes élémentaires qui constituent la cellule; quelques-uns d'entre eux se sont individualisés et ont donné séparément des preuves manifestes d'une activité vitale ralentie, mais réelle, alors que les autres dégénèrent sur place. Ce phénomène est d'ailleurs beaucoup plus net dans l'ovule où l'on observe, non seulement des images caryocinétiques abortives formées aux dépens de certains fragments chromatiques, mais encore une dissociation complète entre la division du noyau et celle du vitellus : celui-ci peut se segmenter en fragments cytoplasmatiques et cela sans le concours de la division préliminaire, indirecte ou directe, d'une particule quelconque issue du noyau [**Henneguy** (19)]. La segmentation du protoplasma est donc bien le résultat d'une

force qui lui est propre, qui suit généralement la division du noyau, mais qui peut s'accomplir isolément à la suite d'une dissociation pathologique entre son dynamisme et celui des éléments nucléaires.

III

Phénomènes amitotiques dans le testicule jeune et dans le testicule en voie d'atrophie expérimentale.

Nous insisterons surtout sur les phénomènes amitotiques particuliers qu'on rencontre fréquemment sur les spermatides des testicules atrophiés à la suite de la résection partielle du canal déférent. Sitôt après leur formation, les spermatides sont de petits éléments polyédriques, munis d'un noyau arrondi, peu chromatique et renfermant un volumineux nucléole. Dans le protoplasma on rencontre un corps chromatique de Hermann, un Nebenkern ou archoplasma sphérique appliqué contre la surface du noyau.

En examinant attentivement cet archoplasma, on remarque qu'il existe en son centre, entre sa substance et la paroi du noyau, un petit corps arrondi, qui se colore en rose pâle par la safranine, en bleu intense par le bleu de toluidine, et qui, chez le Cobaye, augmente peu à peu de dimensions en restant toujours entouré par l'archoplasma. Au milieu de cette tache colorée en rose clair par la safranine, on observe souvent un corpuscule très petit appliqué contre la paroi nucléaire sous la forme d'un bouton. A côté de l'archoplasma, sur des éléments ayant à peine commencé leur métamorphose, se trouve un amas moins coloré que l'archoplasma proprement dit; cet amas est expulsé du Nebenkern et représente l'archoplasma résidual. **J. S. Moore** (2) considère la tache rosée comme un liquide exsudé de la substance du Nebenkern et le corpuscule appliqué contre la membrane nucléaire comme produit par la concrescence de certaines parties de ce Nebenkern; il désigne la première sous le nom de *vésicule archoplasmique*, et le second sous le nom d'*archosome*. Les centrosomes seraient au pôle opposé du noyau. **G. Niessing** (3) interprète autrement tous

ces aspects; la vésicule et l'archoplasma qui l'entoure représenteraient une sphère attractive; la vésicule ne serait autre chose que les centrosomes amalgamés dont la substance serait remarquablement gonflée et pâlie.

Dans les testicules atrophiés expérimentalement, l'évolution des spermatides et leur métamorphose en spermatozoïdes est immédiatement arrêtée; un certain nombre d'entre elles nous présentent dès lors, comme dernière manifestation vitale, des phénomènes amitotiques qui se passent de la façon suivante.

Sur les noyaux de certaines spermatides, on voit en face de l'archoplasma et de la tache claire qu'il renferme une fente rectiligne très étroite, produite par un enfoncement de la membrane nucléaire; cette fente progresse rapidement et atteint bientôt le bord opposé du noyau; celui-ci se trouve dès lors divisé en deux parties symétriques, de taille à peu près égale la plupart du temps; cependant les deux noyaux-filles sont fréquemment de volume inégal, et la chromatine y est répartie d'une façon quelconque, l'un pouvant être très chromatique alors que l'autre est très pauvre en chromatine. Ces deux noyaux se séparent ensuite légèrement l'un de l'autre et l'archoplasma vient se placer entre eux (fig. 30).

Dans la très grande majorité des cas, l'archoplasma paraît être la cause directe de la division amitotique, car l'enfoncement rectiligne de la membrane nucléaire se fait toujours, et cela très exactement, en face de la tache archoplasmique. Bien plus, la substance archoplasmique s'insinue dans le repli de la membrane à la façon d'une lame. En coupe optique, il semble qu'on ait affaire à un clou dont la tête conique s'adapterait dans la dépression creusée à ce niveau dans la surface nucléaire et dont la pointe s'enfoncerait dans le caryoplasma en refoulant devant elle la membrane du noyau; sitôt que la division est effectuée, la substance archoplasmique s'échappe de la fissure où elle est engagée et se répand dans le cytoplasma de la spermatide (fig. 39).

Quelquefois la division du noyau semble pouvoir s'effectuer sans le concours direct du Nebenkern. Dans la figure 35, nous observons une spermatide dont le noyau clair, volumineux,

dépourvu de nucléole, est à un stade assez avancé dans sa transformation en spermatozoïde. Ce noyau est partagé en deux moitiés par une ligne transversale. A gauche, dans le cytoplasma, on voit l'archoplasma et la tache archoplasmique qui se trouvent reportés en dehors, dans une situation opposée à celle qu'ils occupent généralement pendant l'élaboration de ces processus amitotiques. Dans ces cas, rares d'ailleurs, ces formations semblent n'avoir pris aucune part à la fissuration nucléaire; dans la figure que nous étudions, c'est le corps chromatique de Hermann qui se trouve immédiatement en regard de cette fissure. On observe un phénomène analogue dans la figure 40.

A côté de ces amitoses de spermatides qui se réalisent à la suite d'une véritable coupure rectiligne du noyau, on remarque également des amitoses caractérisées par une invagination de la membrane nucléaire dans le caryoplasma; le noyau prend successivement la forme d'une cupule, d'un bissac, puis se sépare en deux fragments. A l'intérieur de la cavité ainsi creusée dans le noyau, on remarque toujours l'archoplasma qui prend une forme variable, mais qui, la plupart du temps, ressemble à une cheville dont la pointe refoulerait devant elle la membrane nucléaire. Cependant la pointe en question n'est jamais en rapport direct avec la membrane, elle en est au contraire toujours séparée par un faible intervalle (fig. 34 et 33).

Mais ce n'est pas seulement dans les spermatides qu'on rencontre de semblables phénomènes amitotiques. Les grandes cellules sexuelles de jeune Cobaye, à une certaine période de l'évolution du tube séminifère jeune, c'est-à-dire vers le quatorzième et le quinzième jour après la naissance, sont susceptibles de nous montrer des processus exactement semblables. Dans la figure 37, par exemple, nous voyons le noyau d'un tel élément séparé en deux portions inégales et adjacentes par une fissure parfaitement plane et nette. En face de l'extrémité de cette coupure, du côté de la lumière du tube, on voit le Nebenkern caractéristique de ces formations. Son bord interne est taillé en angle obtus dont la pointe est tournée vers l'orifice de la fente nucléaire. Dans aucun cas, nous n'avons vu la division du cytoplasma suivre la division nucléaire.

Enfin la division directe de certains noyaux de spermatides peut se faire à la suite d'un étranglement annulaire; dans plusieurs cas, nous avons vu des figures telles que 36. La tache claire se trouve sur le milieu de l'une des faces du noyau; à son niveau on voit une fente étroite qui intéresse la moitié environ de l'épaisseur de ce dernier. La substance archoplasmique, qui normalement enveloppe la vésicule claire, a glissé à la surface d'une des moitiés du noyau et s'est arrêtée brusquement en un point symétrique de la fente susindiquée, où on observe un enfoncement de la membrane nucléaire. Cet enfoncement s'accuse ensuite de plus en plus, sous la forme d'une incisure qui va à la rencontre de la première; elles se rejoignent bientôt, en divisant ainsi le noyau primitif en deux noyaux-filles dont l'un est presque entièrement entouré par la substance archoplasmique. Il semblerait d'après ces observations que l'archoplasma a servi à étrangler le noyau au niveau de son équateur. Cependant il faut observer que l'archoplasma, dans certaines conditions, peut devenir très diffluent et s'étaler autour du noyau à la façon d'une mince couronne (fig. 32). Peut-être dans les figures telles que 35, l'enfoncement nucléaire qui fait face à l'incisure située vis-à-vis de la vésicule archoplasmique est-il secondaire ; la substance de ce bourrelet s'est peut-être insinuée entre le noyau et le cytoplasma et arrêtée circulairement au niveau de la rigole équatoriale. En tout cas, nous signalons le fait sans vouloir l'interpréter.

Dans un certain nombre de spermatides, l'archoplasma présente des signes de dégénérescence; il devient vésiculeux, s'étire en lames ou en filaments qui se perdent peu à peu dans le protoplasma de la cellule (fig. 34). Dans les éléments qui offraient de telles modifications de leur substance archoplasmique, jamais nous n'avons observé de division directe du noyau.

Comme nous venons de le voir, ces divisions amitotiques se rencontrent surtout sur les grandes cellules sexuelles du testicule jeune et sur les spermatides du testicule en voie d'atrophie expérimentale, elles peuvent se réaliser sur des noyaux de spermatides pendant les premières phases de leur transformation en

spermatozoïdes, elle se font la plupart du temps à la suite d'une fissuration parfaitement rectiligne du noyau, et quelquefois à la suite d'un étranglement circulaire ou d'un enfoncement progressif de la membrane nucléaire; presque toujours on trouve au niveau de l'orifice de la fissure nucléaire ou dans l'enfoncement du noyau la substance et la vésicule archoplasmique qui finalement viennent prendre place entre les deux noyaux-filles issus de la division amitotique en question.

Il y a ici un fait particulier à retenir; c'est la présence pour ainsi dire constante de la vésicule archoplasmique en face de la fissuration du noyau; nous avons déjà dit que ce phénomène n'était pas absolument général, mais on l'observe si fréquemment qu'on est naturellement tenté de voir entre la formation d'une incisure nucléaire et la présence de la vésicule claire en face de cette incisure une relation de cause à effet. De quelle manière l'archoplasma détermine-t-il l'apparition de semblables processus? Est-ce par une pression immédiate en un point de la membrane du noyau? Dans certains cas, la vésicule archoplasmique semble en effet exactement appliquée contre les lèvres de l'incisure; mais dans d'autres circonstances elle en est séparée par un intervalle assez faible d'ailleurs; elle paraît avoir surtout une action de présence.

Qu'est-ce donc que cette tache claire, que cette vésicule archoplasmique? Nous avons vu l'opinion de **J. S. Moore** (2) et de **Niessing** (3).

Si on admet que l'archoplasma des spermatides représente une sphère attractive et ses corpuscules centraux, les phénomènes amitotiques que nous venons d'étudier sont une confirmation des idées de **Flemming** (21), de **Meves** (106) et de **v. Rath** (127) sur le rôle des centrosomes dans le processus de la division directe. **Flemming** (21), dans les leucocytes de la Salamandre, a vu que la sphère attractive est toujours située en regard de la ligne de séparation des deux noyaux-filles. — Dans les spermatogonies de la Salamandre, au printemps, la sphère attractive aurait, d'après **Meves** (106), une forme spéciale. Au lieu de se présenter comme une masse arrondie, elle entoure au contraire le noyau sous la forme d'une auréole.

Quand le noyau va se diviser par voie amitotique, il se produit vers son équateur un étranglement; la sphère annulaire entoure cet étranglement, se condense et s'épaissit au fur et à mesure qu'il s'accentue. Bientôt les deux parties du noyau ne sont plus réunies que par un mince pédicule qui ne tarde pas à se rompre; les deux noyaux-filles s'écartent un peu l'un de l'autre, et à ce moment on peut observer entre eux la sphère attractive qui s'est rassemblée en une masse arrondie. La sphère attractive a donc agi comme une sorte de lien élastique dont la pression concentrique aurait déterminé l'étranglement et la séparation du noyau-mère en deux noyaux-filles. Il faut observer que la sphère n'est pas en rapport direct avec la membrane du noyau; elle en est séparée par un faible intervalle circulaire; elle agit donc à distance. — **M. Heidenhain** pense que les sphères attractives n'ont pas d'action sur la division amitotique nucléaire, mais qu'elles interviennent dans la division du corps protoplasmique.

D'ailleurs **vom Rath** (107) dans les cellules glandulaires des tubes hépatiques de *Porcellio scaber*, dans les cellules péritonéales de Salamandre et de Triton, dans les spermatogonies des Salamandres d'hiver, décrit un phénomène semblable; il observe des divisions amitotiques qui se font à la suite d'une fissuration du noyau ou d'un enfoncement de la paroi; en face de la fissure ou à l'intérieur de l'invagination de la membrane nucléaire, on remarque la sphère attractive. Ces amitoses sont à rapprocher des amitoses dites par clivage et qui ont été observées dans les globules blancs par **Lœwit** (108), dans les cellules folliculeuses du testicule des Vertébrés inférieurs et des Invertébrés par **Sabatier** (109), dans les cellules de Sertoli du testicule des Mammifères par nous-même, dans les ovaires des Hémiptères, par **Preusse** (110). Mais dans tous ces éléments, les résultats ont été négatifs au point de vue du centrosome.

Dans les spermatides des Mammifères, il est indubitable que, dans la très grande majorité des cas, la sphère attractive a une action manifeste sur la genèse des processus amitotiques, si toutefois on considère l'archoplasma et la vésicule archoplasmique comme une sphère attractive. Seulement, nous assistons

ici à une autre modalité de son influence dynamique, puisqu'elle a déterminé en face d'elle la formation d'une fissure très étroite et comparable à la section faite à l'aide d'une lame tranchante.

Nous désirons attirer l'attention sur un autre point de vue et faire observer que la survenue des amitoses dans les spermatides des testicules en voie d'atrophie ou sur les grandes cellules sexuelles à l'époque de leur dégénérescence est jusqu'à un certain point une confirmation de la manière de voir de **Ziegler** et **vom Rath** (112). Ces auteurs pensent que la division directe a un caractère dégénératif bien marqué vis-à-vis de la mitose et qu'elle se manifeste sur des cellules arrivées au terme de leur activité reproductrice. **Strasburger** (113), **Waldeyer** (114), **A. Gruber** (115), **L. Cuénot** (116), **Hegler** (117), **Krompecher** (118), pensent également que tous les noyaux qui doivent servir à l'évolution ultérieure d'un tissu ou d'un organe se divisent mitotiquement, et que l'amitose se rencontre seulement sur des noyaux parvenus au terme de leur puissance vitale et destinés à disparaître plus ou moins tôt. **Flemming** (119) se tient sur la réserve. **Lœwit** (108), **Knoll** (120), **Frenzel** (121), **Verson** (122), **A. Nicolas** (123), **Meves** (106), **R. Herwitg** (124), **Chun** (125), **Sabatier** (109; **Balbiani** et **Henneguy** (126), **Paladino** (127), considèrent au contraire que l'amitose est un procédé de division particulier possédant un pouvoir régénérrteur manifeste.

Nos observations nous autorisent simplement à dire avec **Ziegler** et **vom Rath** (112) que la division directe apparaît comme un phénomène de sénescence cellulaire (grandes cellules sexuelles) ou comme prodrome dégénératif d'une cellule privée de sa fonction (spermatides de testicules au début de l'atrophie expérimentale); il nous semble que ces observations sont à rapprocher de celles de **Gerassimoff** (128). Celui-ci, en soumettant une cellule de *Spirogyra* en pleine caryocinèse à une température voisine de zéro, a vu l'évolution mitotique s'arrêter; la division nucléaire a repris ensuite et s'est réalisée par voie directe. Dans le cas du noyau de *Spirogyra*, comme dans le cas du noyau des spermatides, la division directe apparaît à la suite d'une modification profonde dans les conditions vitales des

cellules. En tout cas, la constatation de ces phénomènes ne nous permet nullement de refuser à l'amitose un pouvoir régénérateur dans d'autres conditions biologiques.

IV

Résumé.

Nous rappellerons en quelques mots les faits qui ont été constatés dans la dégénérescence des cellules au repos, et dans la dégénérescence des cellules en activité cinétique.

1. *Dégénérescence des cellules au repos.*

a). *Protoplasma.* — Devient hyalin ou subit la désintégration dite *plasmarrhexis*.

b). *Noyau.* — α. Rétraction et confluence des travées chromatiques en une seule masse qui se colore en rouge par la safranine dans la double coloration par la safranine et le violet de gentiane; c'est le phénomène de la *pycnose*.

β. Formation de boules chromatiques plus ou moins volumineuses aux dépens du réseau chromatique; ces globules peuvent franchir les limites du noyau et se disperser dans le cytoplasma, s'amalgamer en blocs de formes variées, se rassembler à la face interne de la membrane nucléaire sous la forme d'un revêtement continu. — Le réseau chromatique peut encore se décomposer en ses microsomes constitutifs. C'est le phénomène de la *caryorrhexis*.

γ. Phénomènes métachromatiques. Dissolution d'une partie ou de la totalité de la chromatine nucléaire. Imbibition du noyau et quelquefois du protoplasma. La chromatine peut perdre progressivement la propriété de fixer les matières colorantes basiques. Dans ces conditions la chromatine se colore en rose, en violet noir, en violet gris, en orange après l'emploi de la triple coloration de Flemming. C'est le phénomène de la *caryolyse* ou *chromatolyse*.

δ. Apparition d'une ou de plusieurs vacuoles dans le noyau. Au centre de ces vacuoles on voit un corpuscule particulier :

Est-ce un parasite analogue au *Micrococcidium caryolyticum* de **Drüner**?

2. — *Dégénérescence dans les cellules en activité caryocinétique.*

1. Mitoses arrêtées dans leur évolution par la nécrobiose :

a). A la phase préparatoire de la mitose, c'est-à-dire pendant le stade de gonflement du noyau qui précède le stade spirem serré.

b). Au stade spirem serré. Formation d'amas chromatiques à un pôle de l'aire nucléaire par coalescence des chromosomes. Les autres chromosomes non compris dans cette coalescence sont dissociés en leurs microsomes.

c). Au stade spirem lâche. Séparation des chromosomes les uns des autres qui franchissent les limites de l'aire nucléaire et se répandent dans le cytoplasma où ils perdent peu à peu la propriété de fixer les matières colorantes basiques. — Dissociations en microsomes. Confluence de certains chromosomes en blocs chromatiques irréguliers. Manifestations nécrobiotiques variables sur les différents groupes de bâtonnets chromatiques.

d). Au stade monaster : α. Figure chromatique. Décomposition des chromosomes en grains qui occupent l'équateur de la cellule. Plaque homogène au niveau de l'équateur. Amas et grains chromatiques de formes variées.

β. Figure achromatique. Disparition précoce. Disparition tardive.

γ. Corpuscules centraux. Invisibles la plupart du temps. Augmentation de volume et diminution de la colorabilité.

e). Aux stades de l'ascension polaire et de dyaster. Les chromosomes se rassemblent en deux couronnes homogènes, ou se dissocient en deux amas de granulations aux extrémités de la cellule; les uns peuvent former par leur coalescence des blocs chromatiques, les autres peuvent se fragmenter en granulations très ténues.

Le mode de nécrobiose présenté par chacune des deux figures du dyaster peut être différent.

L'une des deux figures du dyaster peut continuer son évolu-

tion caryocinétique et donner un noyau-fille; l'autre figure dégénère.

f). Au stade dispirem. Décomposition des deux spirems-filles en leurs chromosomes; modifications nécrobiotiques identiques à celles qui ont été indiquées à propos du stade spirem lâche.

h). Les deux noyaux-filles dégénèrent avant la formation de la plaque cellulaire, dans un cytoplasma indivis; dans ces conditions les noyaux semblent avoir pu se constituer dans un cytoplasma déjà en voie de dégénération.

En résumé, la mitose peut être arrêtée dans son évolution à un stade quelconque de la caryocinèse — pendant la prophase, les différents chromosomes peuvent dégénérer séparément, — pendant la métaphase et l'anaphase, les deux figures du dyaster ne présentent pas nécessairement le même mode involutif; l'une peut donner un noyau-fille et l'autre dégénérer sur place.

2. Mitoses asymétriques. Distribution inégale des chromosomes dans les deux étoiles-filles. Formation de deux noyaux inégaux. Formation d'un seul noyau-fille, les chromosomes de l'aster opposé se condensent en un amas chromatique ou se dispersent dans le cytoplasma. Genèse des cellules hyperchromatiques et hypochromatiques. — La mitose asymétrique n'est pas un obstacle à l'évolution caryocinétique et à la formation de deux noyaux-filles. Dans certaines de ces mitoses anormales, le corps chromatique de Hermann subsiste dans le cytoplasma.

3. Mitoses hyperchromatiques et hypochromatiques. Au point de vue de leur genèse, elles proviennent des mitoses asymétriques surtout; il faut sans doute faire également intervenir l'influence d'une aberration nutritive; les cellules hyperchromatiques sont en même temps « hypercytoplasmatiques ». Les mitoses hyperchromatiques sont la plupart du temps pluripolaires.

4. Mitoses pluripolaires. Elles ont été vues surtout dans les cellules à croissance rapide; elles sont assez nombreuses dans le testicule jeune. On ne voit pas de centrosomes au sommet des fuseaux achromatiques.

Quelle est la cause de ces mitoses pluripolaires dans les cellules testiculaires jeunes? Est-ce le dédoublement plusieurs fois

répété du centrosome? Se forme-t-il dans la cellule de nouveaux centres cinétiques? La cytomécanique ne peut expliquer la plupart des phénomènes anormaux qu'on observe au cours de ces mitoses pluripolaires. Dans ces mitoses, le volume chromatique des asters est très inégal, certains d'entre eux dégénèrent et les autres peuvent continuer à évoluer pendant un certain temps; certains chromosomes ne sont pas employés pendant la mitose.

5. Mitoses désordonnées. Caractérisées par le désordre de la distribution des chromosomes. Il peut y avoir deux asters régulièrement formés aux dépens d'un certain nombre de segments chromatiques; les autres segments sont dispersés dans le corps cellulaire (mitoses en désordre incomplet). Ou bien tous les chromosomes sont disséminés dans le cytoplasma (mitoses en désordre complet).

6. Mitoses par abréviation de développement cinétique. Elles aboutissent à la constitution de noyaux-filles sans franchir tous les stades d'une caryocinèse régulière, par exemple sans passer par les phases d'ascension polaire et de dyaster. Par conséquent toutes les phases cinétiques ne sont pas reliées l'une à l'autre dans une succession nécessaire.

7. Figures mitotiques rudimentaires. Désintégration du spirem des spermatocytes en plusieurs groupes de chromosomes dont les uns dégénèrent et dont les autres déterminent autour d'eux l'apparition de filaments achromatiques. Ces asters n'évoluent pas.

3. — *Amitoses dans les testicules en voie d'atrophie expérimentale et dans le testicule jeune.*

a). Amitoses qui se réalisent dans les spermatides à la suite d'une fissuration du noyau; cette fissure débute au niveau de de l'archoplasma, plus exactement au niveau d'une tache claire formée par la confluence des centrosomes. Ce fait n'est pas tout à fait constant.

b). Amitoses qui se réalisent à la suite d'un enfoncement de la paroi nucléaire; dans cet enfoncement on voit l'archoplasma.

L'apparition de ces phénomènes de division directe sur les spermatides confirme en partie l'opinion des auteurs qui pensent que l'amitose, dans certains cas, représente un symptôme dégénératif.

V

Considérations générales.

Outre les considérations dans lesquelles nous sommes entré au cours de la description des faits et sur lesquelles nous ne reviendrons pas, l'ensemble de ces phénomènes de cytologie pathologique nous amène à une autre conclusion. Nous avons été conduit à considérer la cellule comme un organisme complexe, composé d'appareils, de systèmes divers, qui concourent tous au même but, mais qui tous possèdent une certaine autonomie et une manière d'être spéciale. Cette notion a été émise déjà par nombre d'auteurs à propos du noyau et du cytoplasma. L'étude des phénomènes agonaux et de l'incoordination des dernières manifestations vitales que présentent les cellules sexuelles va nous permettre de confirmer les résultats des auteurs et aussi de pousser plus loin la dissociation des processus organiques de l'énergide.

En premier lieu, l'observation de ces processus nous démontre que le noyau et le protoplasma réagissent individuellement contre la nécrobiose ; l'un et l'autre ne sont pas toujours simultanément atteints par la dégénérescence. Comme nous l'avons déjà fait remarquer à propos des éléments qui dégénèrent pendant le stade de repos cellulaire, il n'est pas rare d'observer un noyau normal au sein d'un cytoplasma en pleine plasmarrhexis ; d'autre part, on voit aussi des noyaux rétractés ou en caryorrhexis au sein d'un protoplasma qui possède tous les caractères normaux. **F. Henneguy** (19) a signalé un fait analogue à propos des cellules de la granulosa du Rhinolophe ; **W. Roux** (129) dans l'évolution embryonnaire de l'œuf, nous montre que le protoplasma peut subir des transformations pathologiques très marquées, alors que les phénomènes dépendant du noyau se poursuivent régulièrement. **Israël** et **Pappenheim** (130) dans les

érythroblastes qui perdent leur noyau par dégénérescence et résorption, indiquent que cette dégénérescence nucléaire est indépendante de celle du corps cellulaire.

D'autre part, pendant l'évolution cinétique, on constate quelquefois une dissociation complète entre la division du noyau et celle du cytoplasma. Au cours de l'atrésie des follicules de Graaf, on voit souvent la substance chromatique de la vésicule germinative se fragmenter et se répartir dans le vitellus; en même temps le cytoplasma se divise en segments; ces segments s'isolent les uns des autres à la suite d'un processus de division qui n'est nullement sous la dépendance de la fragmentation du noyau, puisque certains d'entre eux sont dépourvus de substance chromatique (**Henneguy**).

Nous rappellerons également que l'évolution caryocinétique semble pouvoir se poursuivre dans un cytoplasma déjà malade ou mort. On assiste quelquefois à l'édification de deux noyaux-filles au sein d'une cellule qui reste indivise. Ce phénomène est à rapprocher des résultats expérimentaux obtenus par **J. Demoor** (131) qui voit la métamorphose cytodiérétique s'accomplir dans les cellules des poils staminaux de *Tradescantia virginica*, dont la vitalité protoplasmique avait été arrêtée par différents agents chimiques.

Cette dissociation vitale s'observe aussi à propos des segments chromatiques. Tout d'abord nous avons vu que les différents chromosomes d'un noyau en caryorrhexis peuvent offrir un mode involutif particulier. De plus, au cours de certaines perturbations mitotiques, les chromosomes peuvent se séparer les uns des autres, émigrer dans le cytoplasma, et conserver chacun assez d'énergie vitale pour devenir les centres de formation des figures caryodiérétiques rudimentaires. Suivant l'expression d'**Henneguy** (19) à propos de la fragmentation de la vésicule germinative, chacun d'eux peut « se comporter comme un petit noyau ». Nous assistons là à une véritable individualisation vitale des chromosomes, et non seulement chacun conserve et poursuit sa vie propre, mais chacun manifeste une certaine puissance dynamique. N'est-ce pas là une confirmation de l'idée de **Boveri** (68) qui affirme l'indépendance absolue des chromo-

somes considérés isolément? Pour lui, ce sont autant d'organes nucléaires spécifiques, qui persistent seuls, pendant la mitose, comme éléments constants du noyau; bien plus, il considère le noyau, pendant le repos cellulaire, comme une sorte de maison construite pour loger ces éléments. — D'ailleurs la structure du noyau de segmentation des Amphibiens, des Poissons, et de certains Invertébrés donne une idée bien nette de cette individualisation possible des chromosomes. Les noyaux-filles, pendant leur édification, sont à un certain moment formés de petites vésicules accolées, qui renferment chacune une ou deux anses chromatiques [**Œllacher** (132), **R. Hertwig** (133), **Bellonci** (134), **Fol** (135), **E. Schwartz** (136), **Van der Stricht** (137)]. **Henneguy** (88), qui les a étudiés dans le germe de la Truite, les compare à un amas de petits noyaux minuscules composés chacun d'une membrane renfermant un ou deux chromosomes indépendants. Dans ce cas encore et à un certain moment de leur évolution, chacun d'eux affirme son autonomie. De même **Watasé** (138) admet dans la cellule deux substances, le cytoplasma et le chromosome, chacune ayant pour soi la faculté de nutrition, de croissance, de multiplication. **Zacharias** (139) partage la même opinion; pendant la mitose où les productions nucléaires et cytoplasmiques sont le plus intimement en contact, ces productions ne se confondent pas, elles conservent leur manière d'être propre.

Nous avons le droit, il nous semble, de conclure à l'autonomie du chromosome. Au moment où ils sont solidarisés les uns avec les autres comme dans certaines phases de la mitose, ces chromosomes peuvent-ils offrir par groupes un mode catabolique différent? Autrement dit, la parfaite harmonie, le synchronisme pour ainsi dire mathématique qui règne entre les figures-filles pendant le mécanisme de la caryocinèse, peut-il être troublé à ce point que chacune de ces figures-filles évolue pour son propre compte et subisse un sort différent? On peut répondre par l'affirmative. Nous avons vu en effet que chacun des deux asters pouvait présenter une variété spéciale de dégénérescence, que l'un de ces asters pouvait dégénérer très vite, tandis que l'autre poursuivait ses transformations successives

pour arriver dans certaines conditions à constituer un noyau-fille. Nous avons vu aussi, à propos des mitoses pluripolaires, que plusieurs asters disparaissaient peu après leur formation, tandis que les autres achevaient leurs mouvements caryocinétiques et donnaient naissance à des cellules le plus souvent hypochromatiques. L'apparition des phénomènes nécrobiotiques détermine donc l'anéantissement de la force directrice qui enchaîne et relie les différentes parties d'une cellule en mitose, les mène de front vers le but à atteindre. — Bien plus, à la faveur de la disparition de cette force unique, il peut se créer plusieurs centres cinétiques de second ordre dans le territoire cellulaire. Nous rappellerons que les mitoses pluripolaires sont sous la dépendance de ces centres cinétiques, que la genèse de ces centres n'est pas simultanée, mais successive, comme le démontre la plicature secondaire de certains fuseaux achromatiques, que leurs sphères d'action ne s'étendent pas jusqu'aux confins cellulaires et laissent entre elles des zones neutres à l'intérieur desquelles le corps de Hermann et le Nebenkern peuvent demeurer immobiles. Nous rappellerons enfin que les différentes phases mitotiques ne sont pas reliées les unes aux autres dans une succession nécessaire, et qu'un noyau-fille peut se constituer aux dépens d'une étoile-fille sans repasser par les stades d'ascension polaire et de dyaster. Par conséquent, nous assistons, au cours de ces mitoses aberrantes, à une dissociation vitale, non seulement entre le protoplasma et le noyau, mais entre les chromosomes, entre les figures mitotiques, entre les diverses phases caryocinétiques, entre les régions cellulaires qui s'individualisent en territoires possédant chacun un dynamisme particulier. Nous pouvons suivre toutes les manifestations déréglées et indisciplinées d'un mécanisme cinétique dont les différentes pièces peuvent se séparer les unes des autres sans qu'il s'en suive un arrêt fatal dans leur mouvement; elles peuvent évoluer localement et se rassembler en petits mécanismes accessoires, reproductions imparfaites de l'ancien système principal.

Boveri (68) considère également que les centrosomes sont des organes cellulaires distincts; pendant les phénomènes de dégé-

nérescence, ils semblent disparaître très vite, ou bien ils se gonflent en une substance hyaline et peu colorable; mais, dans la grande majorité des cas, nous n'avons pu apprécier leur réaction contre les processus nécrobiotiques et leur sort ultérieur. Pour **Boveri** (68), ils peuvent subir isolément le contrecoup des incitations caryocinétiques; les microcentres des cellules géantes seraient produits par la division répétée du centrosome; ces cellules se préparent souvent à la division, chaque fois le centrosome se divise sans que la métamorphose mitotique du noyau et du protoplasma s'en suive forcément. En outre **Rabl** (62), dans les cellules épithéliales de la Salamandre, **Van Beneden** et **Neyt** (10), **Boveri** (68), dans la segmentation de l'*Ascaris megalocephala*, ont constaté que la division du corpuscule central peut commencer longtemps avant que le noyau entreprenne ses premiers mouvements mitotiques. Le centrosome peut donc se diviser isolément, les centrosomes-filles pouvant rester au repos ou reprendre ensuite la direction de la division nucléaire.

Il en est de même du Nebenkern. Il peut offrir un grand nombre de modes dégénératifs qui permettent de penser qu'il subit des processus pathologiques particuliers; il peut se rétracter en une masse hyaline et sphérique et s'isoler du cytoplasma ambiant par une auréole claire; il peut se fragmenter en plusieurs amas qui disparaissent peu à peu, ou se fondre tout de suite en une substance qui imprègne le protoplasma. **Meves** (106) a signalé un fait beaucoup plus caractéristique à propos de la sphère attractive des spermatogonies de *Salamandra maculosa*, et que l'on doit citer comme un exemple remarquable de l'évolution indépendante d'un organe cellulaire; ce fait est à rapprocher de la fragmentation subie par le Nebenkern des spermatocytes de jeune Rat dans les conditions dégénératives, si avec **Niessing** (3) on considère le Nebenkern comme une sphère attractive. La sphère attractive de spermatogonies de Salamandre, vers la fin de l'été, se résout en un certain nombre d'amas qui se divisent eux-mêmes en granulations plus petites, si bien que, pendant l'hiver, la substance cellulaire est remplie de fines particules homogènes.

Ces granulations se groupent ensuite autour du noyau qu'elles entourent sous la forme d'une sphère irrégulière et fortement colorable. Puis, au printemps, elles se rassemblent les unes avec les autres en une masse homogène juxtanucléaire qui représente une sphère attractive normale. D'après ces métamorphoses successives, on a le droit de considérer la sphère attractive des spermatogonies de Salamandre comme un organe particulier et qui possède une manière d'être et une évolution spéciales.

Nous sommes ainsi conduit à conclure à la grande complexité organique de la cellule et à la vie particulière des principaux organes qui la composent. Jusqu'ici, cette dissociation fonctionnelle n'a été bien étudiée qu'à propos du noyau et du protoplasma, à la suite d'une série d'expérimentations, d'ailleurs très démonstratives. On a étudié l'effet de la privation d'oxygène, du vide, l'action des gaz inertes et délétères (acide carbonique, hydrogène, protoxyde d'azote, ammoniaque), des agents chimiques stimulants ou anesthésiants, des modifications de température, des traumatismes, etc. **Brandt** (148), **Nussbaum** (141), **Gruber** (142), **Hofer** (143), **Balbiani** (144), **Verworn** (145) **Lillie** (173), par la mérotomie des Protozoaires; **Schmitz** (159), **Korschelt** (160), **S. Klebs** (151), **Haberlandt** (154 bis) à la suite d'expériences analogues sur les cellules végétales, **Demoor** (131) et **J. Loeb** (146) en faisant agir sur des cellules végétales et animales différents gaz toxiques, **Migula** (147), **Demoor** (131), **O.** et **R. Hertwig** (47), **Loeb** (146), **Driesch** (149) après l'action de substances chimiques, **Prillieux** (150), **Gerassimoff** (128), **de Wildeman** (152), **Raciborski** (150) en variant les conditions de température, ont montré que la vie du protoplasma, tout en étant subordonnée à celle du noyau, en était relativement indépendante, que la mitose pouvait s'effectuer dans un cytoplasma paralysé ou mort, que la division cellulaire n'était pas forcément consécutive à la division nucléaire. Bien plus, **Gerassimoff** (128) a pu maintenir vivant pendant six semaines du protoplasma de Conjuguées; **Acqua** (154) a isolé des noyaux d'utricules polliniques et les a fait vivre pendant plusieurs jours dans une solution sucrée; **Verworn** (145) a maintenu en vie

pendant longtemps des noyaux de Protistes marins. D'autre part, **S. Klebs** (151), **Haberlandt** (154 bis), **Gerassimoff** (128) ont montré que des parties de protoplasma de Conjuguées sont capables d'assimilation et même dans certains cas de former de l'amidon à la lumière. **Palla** (155), **Acqua** (154) observèrent la formation de membrane dans des fragments cytoplasmatiques dépourvus de noyaux. **S. Klebs**, (151), **Verworn** (145) chez *Funaria* et chez les Infusoires ciliés remarquèrent que la respiration est indépendante de la présence du noyau; **Pfeffer** (156), **Hauptfleisch** (157) montrèrent que les phénomènes de mouvement continuent dans des cellules privées de noyau. **Hofer** (143), sur *Amœba proteus*, trouva que les parties non nucléées continuaient à digérer les principes alimentaires, bien que cette faculté digestive fût considérablement diminuée. **Verworn** (145), chez *Thalassicola pelagica*, observa que les fragments anucléés captaient et tuaient les organismes vivants.

Klebahn (158) a vu sur des filaments d'*Œdogonium* envahis par des Champignons parasites l'arrêt de la division cellulaire, la continuation de la croissance cellulaire et de la multiplication des noyaux. Tous ces faits nous indiquent que le protoplasma et le noyau peuvent vivre quelque temps d'une façon individuelle, mais qu'une fois séparés l'un de l'autre ils ne tardent pas à dégénérer et à disparaître.

Il existe aussi entre ces deux organes une étroite solidarité fonctionnelle et des échanges substantiels. Au noyau seul sont dévolus les phénomènes de reproduction; mais il participe également aux fonctions de nutrition et de sécrétion : **O.** et **R. Hertwig** (161), **Korschelt** (160) ont signalé un déplacement du noyau du côté du courant nutritif; **E. Tangl** (162) sur des éléments blessés, a constaté qu'il émigrait du côté de la blessure; **Ogata** (163), **Stolnikoff** (164), **Lœwit** (165), **Verson** et **Bisson** (166), **G. Galeotti** (172), etc., ont montré qu'au cours de la sécrétion il y avait passage de substances nucléaires dans le cytoplasma. **O. Schultze** (167) a vu, à la suite d'une inanition prolongée, que les noyaux ont une tendance à devenir lobés; il en conclut qu'ils sont en connexion avec les processus purement végétatifs de la cellule. **Klaatsch** (168) chez les Appen-

diculaires constate que les noyaux des cellules sécrétantes de l'ectoderme envoient des prolongements dans le protoplasma au moment de la sécrétion du manteau. **Conklin** (169), **A. Prenant** (170) chez *Oniscus murarius*, voient le noyau des cellules intestinales et des cellules de l'hépato-pancréas envoyer des végétations dans le sens du courant nutritif. A la suite de recherches encore inédites sur le noyau des Saccharomyces, mon frère, **M. Bouin**, a constaté que le noyau envoyait de tous côtés des prolongements dans le protoplasma pendant l'activité fermentative de ces éléments.

De l'ensemble de ces recherches il se dégage que le noyau exerce une action évidente sur le cytoplasma, qu'il y a une étroite solidarité entre ces deux organes, qu'on peut envisager la cellule comme une sorte d'association symbiotique. Comme le fait observer **Marcus Hartog** (171), cette « raison sociale » est formée de deux associés, l'un et l'autre absolument nécessaires à la vie commune. L'un se met en rapport avec le monde extérieur; il peut être doué d'une sensibilité spéciale; c'est lui qui respire, qui se déplace, fait choix des matériaux nutritifs et les absorbe, digère et assimile ces matériaux. L'autre se nourrit aux dépens des substances déjà élaborées par le premier, peut en transformer une partie et les rendre à son associé qui les modifie encore une fois en un produit spécial. Dans tous les cas, la fonction reproductrice et la transmission des propriétés héréditaires semblent être dévolues à lui seul.

Ces expériences nous montrent donc que ces deux organes ont entre eux des relations fonctionnelles inévitables; elles nous montrent aussi qu'ils ne sont pas reliés entre eux d'une façon absolument fatale, puisque chacun d'eux peut continuer à vivre un certain temps encore après la disparition et la mort de l'autre, puisque chacun d'eux manifeste après l'action des agents nocifs un effet différent, puisque pendant la caryocinèse, l'activité de l'un peut être indépendante de l'activité de l'autre.

Nos observations confirment entièrement cette manière de voir; mais elles nous ont permis d'étendre cette individualisation fonctionnelle et de pousser plus loin la dissociation qu'on constate dans les manifestations vitales et les manifestations

cinétiques des différents organes cellulaires. Au cours des phénomènes cellulaires anormaux, on voit que les chromosomes, les groupes de chromosomes, les corps chromatiques extranucléaires, les Nebenkerne ou sphères attractives, les centrosomes peuvent donner des preuves d'une vitalité individuelle. Bien plus, au cours de la mitose, nous constatons toutes sortes de dissociations dynamiques : nous avons vu que la caryocinèse peut être arrêtée à un stade quelconque de son évolution, que la division du cytoplasma ne suit pas forcément celle du noyau, que les figures-filles d'une mitose peuvent présenter un mode involutif différent, qu'il y a une certaine indépendance entre les phases mitotiques, que les chromosomes peuvent devenir les centres de formation de figures caryocinétiques rudimentaires, et enfin que le centre cinétique principal est souvent remplacé par une série de centres accessoires constitués secondairement. Nous concluons donc avec **Demoor** : la vie cellulaire est « la conséquence de la combinaison régulière d'un grand nombre d'activités très dissemblables, qui naissent dans des organes multiples, qui convergent vers une même résultante, mais qui conservent une existence et une valeur propres ».

Index bibliographique.

1. Prenant, A. — *a.* Étude sur la structure du tube séminifère des Mammifères. Thèse de Nancy, 1887.
b. Sur la signification de la cellule accessoire du testicule et sur la comparaison morphologique des éléments du testicule et de l'ovaire. *Journ. anat. et phys.*, t. XXVIII, 1892.
c. Sur le corpuscule central. *Bulletin de la société des sciences de Nancy*, 1894.
2. Moore, J. E. S. — *a.* Spermatogenesis of Mammalia. *Anat. Anz.*, 1893, n° 20.
b. Some Points in the Spermatogenesis of Mammalia. *Internationale Monatssch. f. Anat. u. Phys.*, 1894, Bd XI.
c. On the structural changes in the reproductive cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. *Quart. Journ. micr. Sc.*, vol. XXXIV, 1893.
3. Niessing, C. — Die Betheiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugethiere. *Arch. f. mikr. Anat.*, XLVIII, 1897.
4. Virchow, R. — Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre, 1858.
5. Klebs. — Die allgemeine Pathologie, II, 1889.

6. Israel. — Ueber den Tod der Gewebe. *Berl. klin. Wochensch.*, Bd XXXI, 1894.
7. Schmaus et Albrecht. — Ueber Karyorrhexis. *Virch. Arch.*, Bd CXXXVIII. Suppl., 1895.
8. Reinhardt. — Ueber die Entstehung der Körnchenzellen. *Virchow's Archiv*, Bd I. 1847.
9. Grohe. — Ueber den Bau und das Wachsthum des menschlichen Eierstocks, und über einige krankhafte Störungen desselben. *Virchow's Archiv*, Bd XXVI. 1863.
10. Pflüger. — Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig, 1863.
11. His. — Beobachtungen über den Bau des Säugethiereierstocks. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd I, 1865.
12. Waldeyer. — Eierstock und Ei. Leipzig. 1870.
13. Slavjansky. — Recherches sur la régression des follicules de Graaf chez la Femme. *Arch. de physiologie*, 1874.
14. Wagner. — Bemerkungen über den Eierstock und den gelben Körper. *Arch. f. Anat. u. Entw.*, 1879.
15. Beigel. — Zur Naturgeschichte des Corpus luteum. *Arch. f. Gynäkologie*, Bd XII.
16. Van Beneden. — Contribution à la connaissance de l'ovaire des Mammifères. *Arch. de Biologie*. 1880.
17. Paladino. — Ulteriori richerche sulla distruzione e rinovamento continuo del parenchima ovarico dei Mammiferi. Napoli. 1887.
18. Schottländer. — Beitrag z. Kenntnis der Follikelatresie nebst einigen Bemerkungen über die unveränderten Follikel in den Eierstöcken der Säugethiere. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXXVII, 1891.
19. Henneguy. — Recherches sur l'atrésie des follicules de Graaf chez les Mammifères et quelques autres Vertébrés. *Journ. de l'anat. et de la physiol.*, t. XXX, 1894.
20. Janosik. — Die Atrophie der Follikel und ein seltsames Verhalten der Eizelle. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLVIII. 1897.
21. Flemming W. — *a.* Ueber die ersten Entwickelungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd X. 1874.
b. Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd XXIX. 1887.
c. Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergang Graaf'scher Follikel. *Arch. f. Anat. u. Entw.*, 1885.
d. Ueber Theilung und Kernformen bei Leucocyten und über deren Attractionssphären. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXXVII. 1891.
22. Schulin. — Zur Morphologie des Ovariums. *Arch. mikr. Anat.*, Bd XI, 1881.
23. Biondi. — Die Entwickelung der Spermatozoiden. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXV. 1885.
24. Arnheim. — Koagulationsnecrose und Kernschwund. *Virchow's Archiv*, Bd CXX, 1890.
25. Senftleben. — Ueber den Verschluss der Blutgefässe nach der Unterbindung. *Id.*, Bd LXXVII.
26. Kraus. — Ueber die in abgestorbenen Geweben spontaneintretenden Veränderungen. *Id.*, Bd CXXII.
27. Goldmann. — Ueber die morphologischen Veränderungen aseptisch und bewahrter Gewebsstücke und deren Beziehungen zur Coagulationsnecrose. *Fortschritte d. Medicin*, Bd VI, 1888.
28. Cazin. — Contribution à l'étude des dégénérescences cellulaires. *Journ. de l'anat. et de la physiol.*, 1890.
29. Dittrich. — Zur Ætiologie des Rhinoscleroms. *Centralb. f. Bakteriol. und Parasitenkunde*, Bd V, 1889.
30. Cornil et Alvarez. — Mémoire pour servir à l'histoire du rhinosclérome. *Arch. de phys. norm. et path.*, t. VI. 1885.
31. Von Recklinghausen. — Handbuch der allgemeinen Pathologie des Kreislaufs und der Ernährung. 1883. (Voyez chap. XI : die Wiedererzeugung und die Ueberpflanzung.)

32. Lukjanow. — Éléments de pathologie cellulaire générale. (Trad. de Fabre-Domergue et A. Pettit, Paris.)
33. Wild. — Beitrag zur Kenntnis der amyloiden und der hyalinen Degeneration des Bindegewebes. *Ziegler's u. Nauwerk's Beiträge*, Bd I, 1886.
34. Wieger. — Ueber hyaline Entartungen in den Lymphdrüsen. *Virchow's Arch.*, Bd LXXVIII, 1879.
35. Landwehr. — Studien über Mucin and mucinähnliche Substanzen. *Pflügers' Archiv.*, Bd XXXVI, 1885.
36. Demarbaix. — Division et dégénérescence des cellules géantes de la moelle des os. *La Cellule*, IV, 1888.
37. Bizzozero. — Anwendung des Methylgrüns zur Erkennung der chemischen Reaction und des Todes der Zellen. *Virchow's Archiv*, Bd CXIII, p. 397, 1888.
38. Statkewitsch. — Ueber Veränderungen des Muskel- und Drüsengewebes sowie der Herzganglien beim Hungern. *Arch. f. exp. Path. u. Pharm.*, Bd XXXIII, 1894.
39. Burmeister. — Beiträge zur Histogenese der akuten Nierenentzündungen. *Virchow's Archiv*, Bd CXXXVII, 1894.
40. Friedmann. — Ueber die degenerativen Veränderungen der Ganglienzellen bei akuter Myelitis. *Neurol. Centralb.*, Bd X, 1891.
41. Pandi. — Ueber die Veränderungen des Centralnervensystems nach chemischer Vergiftung mit Brom, Kokaïn, Nikotin, und Antipyrin. *Ung. Arch. f. Med.*, Bd II, 1894.
42. Hansemann. — *a.* Ueber asymmetrische Zelltheilung in Epithelkrebsen und deren biologische Bedeutung. *Virchow's Arch.*, Bd 119, 1890.
b. Ueber pathologische Mitosen. *Virchow's Arch.*, Bd CXXIII, 1891.
43. Arnold. — Ueber Theilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressiven und regressiven Metamorphosen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd, XXX, 1887.
44. Pfitzner. — Zur pathologischen Anatomie des Zellkerns. *Virchow's Arch.*, Bd CIII, 1886.
45. Solger. — Ueber Rückbildungserscheinungen im Gewebe des hyalinen Knorpels. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLII, 1893.
46. Drüner. — *a.* Beiträge zur Kenntnis der Kern- und Zellendegeneration und ihrer Ursache. *Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss.*, Bd XXVIII, 1894.
47. Hertwig, O. et R. — Ueber den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. *Jenaische Zeitsch. f. Naturw.*, Bd XX, 1887.
48. Claessen, J. — Ein Beitrag zur Frage über die in Carcinomenzellen gefundenen Einschlüsse. *Beiträge zur path. Anat. u. zur allgemeinen Path.*, Bd XL, 1893.
49. Stroebe, H. — Ueber Vorkommen und Bedeutung der asymmetrischen Karyokinese, nebst Bemerkungen über die « Schlummerzellen » in der verletzen Cornea. *Beiträge zur path. Anat. u. zur allgemeinen Path.*, Bd XL, 1893.
50. Jürgens, G. — Ueber das Vorkommen von atypischen Mitosen. *Inaug. Dissert.* Berlin, 1895, Juli.
51. Zimmermann R. W. — *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXXVI.
52. Ribbert. — *Deutsche medic. Wochensch.*, V. 1192, 1891.
53. Hauser. — Das Cylinderepithelcarcinom, etc., Iena, 1890; en outre H.'s Referat über Noeggerath's Arbeit. *Münchner med. Wochenschr.*, 1892, n° 23.
54. Kruse. — *Deutsche med. Wochenschr.*, V, 1428, 1891.
54. Karg. — Das Carcinom. *Festschr. für Thiersch, Deutsche Zeitschr. f. Chirurg.* Bd XXXIV.
56. Vitalis Müller. — Ueber celluläre Vorgänge in Geschwülsten. *Virchow's Arch.*, Bd CXXX.
57. Noeggerath. — Beiträge zur Structur und Entwickelung des Carcinoms. Wiesbaden, 1892.
58. Hanau. — Referat der Arbeit Hansemann's. *Fortschr. der Medic.*, Bd XI, 1893.
59. Klebs. — *a. Deutsche medic. Wochenschrift*, 1892, n° 24.
b. Pathologische Morph., Bd II.

60. Alberts. — *Deutsche medicinal Zeitung*, 1890, n° 93.
61. Galeotti, G. — *a*. Beitrag zum Studium des Chromatins in den Epithelzellen des Carcinom. *Beitr. z. path. u. all. Pathologie*, Bd XIV, 1893.
b. Ueber exprimentelle Erzeugung von Unregelmässigkeiten des karyo. kinetischen Processes. *Ibid.*, 1893-1896.
62. Rabl, C. — Ueber Zelltheilung. *Morph. Jahrb.*, Bd X, 1886, et *Anat. Anz.*, IV, 1889.
63. Heuser, E. — Beobachtungen über Zelltheilung. *Botan. Centralb.*, 1884.
64. Guignard, L. — *a*. Sur la division du noyau cellulaire chez les Végétaux. *C. R. Acad. Sciences*, 1883.
b. Sur la formation et la différenciation des éléments sexuels qui interviennent dans la fécondation. *C. R. Soc. Biol.*, 1890; *C. R. Acad. Sciences*, CX, 1890.
65. Roux, W. — Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Leipzig, 1883.
66. Strasburger, E. — *a*. Neue Beobactung über Zellbildung und Zelltheilung. *Botan. Zeitung*, 1879.
b. Zellbildung und Zelltheilung. 3e Aufl., Iena, 1880.
67. Platner, G. — Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zelltheilung. *Intern. Monastsch*, III, 1885.
b. Beiträge zur Kenntnis der Zellen und ihrer Theilungserscheinungen. *Arch. f. mikr. Anat.*, XXXIII, 1889.
68. Boveri, Th. — *a*. Zellen-Studien, *Jen. Zeits. f. Naturw.*, XXI, 1887.
b. Zellen-Studien, *Jen. Zeits. f. Naturw.*, XXII, 1888.
c. Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtug des Seeigel-Eies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. *Verh. Ges. Würzburg*, XXIX.
69. Schewiakoff. — Ueber die karyokinetische Kerntheilung der *Euglypha alveolata*. *Morphol. Jahrbuch.*, XIII, 1888.
70. Field, G. W. — Echinodermen Spermatogenesis. *Anat. Anz.*, VIII, 1892.
71. Cornil. — *a*. Sur la multiplication des cellules de la moelle des os par division indirecte dans l'inflammation. *Arch. de physiologie norm. et path.*, 1887.
b. Mode de multiplication des noyaux et des cellules dans l'épithélioma. *Journ. de l'anat. et de la phys.*, 1891.
72. Borrel. — De la division du noyau et de la division cellulaire dans les tumeurs épithéliales. *Journ. de l'anat. et de la phys.*, 1892.
73. Baumgarten. — *Zeitschrift für klin. med.*, Bd IX et X.
74. Futterer. — *Sitzungsbericht der Würzburger phys. med. Gesellschaft*, 4 juin 1887.
75. Virchow. — Krankheitwesen und Krankheitursachen. *Virch. Arch.*, Bd LXXIX.
76. Arnold. — *a*. Ueber feinere Structur der Zellen unter normalen und pathologischen Bedingungen. *Virchow's Archiv*, LXXVII, 1879.
b. Beobachtungen über Kerntheilungsfiguren in den Zellen der Geschwülste. *Ibid.*, LXXVIII, 1879.
77. Martin, W. A. — Zur Kenntnis der indirecten Kerntheilung. *Virchow's Archiv*, LXXXVI, 1881.
78. Waldstein. — Ein Fall von perniciöser Anämie. *Virchow's Archiv*, XCI, 1883.
79. Schottländer, G. — Ueber Kerne und Zelltheilungsvorgänge in dem Endothel der entzündeten Hornhaut. *Arch. f. mikr. Anatomie*, XXXI, 1888.
80. Klebs, G. — Zur Physiologie der Fortpflanzung, *Biolog. Centralbl.*, IX, 1889.
81. Kostanecki. — Ueber Kerntheilung bei Riesenzellen nach Beobachtungen aus der embryonalen Säugethierleber. *Anat. Hefte*, 1, 1892.
82. Nauwerck. — Ueber Muskelregeneration nach Verletzungen, Iena, 1890.
83. Ströbe. — Zur Kenntnis verschiedener cellulärer Vorgänge u. Erscheinungen in Geschwülsten. *Ziegler's Beiträge*, XI, 1891.
b. Celluläre Vorgänge und Erscheinungen in Geschwülsten. *Ibid*, 1891.
84. Mayzel, W. — O Karyjomitozie. *Festschrift für Prof. Hoyer* (en polonais), 1884.
85. Flemming. — Amitotische Kerntheilung im Blasenepithel des Salamanders. *Arch. f. mikr. Anat.*, XXXIV, 1889.

86. Denys. — *a*. La cytodiérèse des cellules épithéliales et des petites cellules incolores de la moelle des os. *La Cellule*, II, 1887.

b. La structure de la moelle des os et la genèse du sang des Oiseaux. *Ibid.*, IV, 1887.

87. Van Bambeke et Van der Stricht. — Caryomitose et division indirecte des cellules à noyau bourgeonnant. *Annales de la Soc. de méd. de Gand*, 1891.

88. Henneguy. — Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. *Journal de l'anat. et de la physiol.*, 1891.

89. Strasburger. — Zellbildung u. Zelltheilung, 3e Auflage, Iena, 1880. — Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von Lupinus. *Bot. Zeit.*, 1880.

90. Hegelmaier. — Ueber aus mehrkernigen Zellen aufgebaute Dicotyledonen-Keimträger. *Botan. Zeitung*, 1880.

91. Soltwedel, F. — Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen, etc. *Jen. Zeitschr. f. Naturwiss*, XV, 1881.

92. Guignard. — *a*. Sur la nature morphologique du phénomène de la fécondation. *C. R. Soc. de Biologie*, 1891.

b. Nouvelles études sur la fécondation. Comparaison des phénomènes morphologiques observés chez les plantes et chez les animaux. *Ann. Sciences natur.*, *Botanique*, XIV, 1891.

93. Pfitzner, W. — Ein Fall von Verdoppelung des Zeigefingers. *Morph. Arbeiten.*, H. 2, Bd XVI.

94. Ziegler. — Untersuchungen über die Zelltheilung. *Verh. deutsch. Zool. Ges.*, V. Vers.

95. Eismond. — Einige Beiträge zur Kenntnis der Attractionsphären and der Centrosomen. *Anat. Anz.*, Bd X, 1894.

96. Mitrophanow. — Contribution à la division cellulaire indirecte chez les Sélaciens. *Intern. Monatschr.*, Bd. XI, 1894.

97. Bürger. — Was sind die Attractionssphären und ihre Centralkörper? *Anat. Anz.*, 1892.

98. Bondoreff. — Sur la division, etc. *Séance de la section de biologie de la Société des natur. de Varsovie*, mai 1894.

99. Drüner, L. — Zur Morphologie der Centralspindel. *Jen. Zeitschr.*, XXVIII, N. F., XXI, 1894.

100. Niessing, G. — Zellenstudien. *Arch. mikr. Anat.*, XLVI, 1895.

101. Rawitz. — Centrosoma und Attractionsphäre in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLIV, 1895

102. Heidenhain, M. — *a*. Cytomechanische Studien. *Arch. Entwicklungsmech.*, I, 1895.

b. Ueber die Centralkörpergruppen in den Lymphocyten der Sängethiere während der Zellenruhe und Zelltheilung. *Verh. d. anat. Gesell.*, *Göttingen*, 1892.

103. Mac Murrich Playfar. — Cell-Division and Development. 7th Lecture. *Biol. Lectures Mar. Biol. Lab. Wood's Hall in the Summer session of* 1894, VI, Boston.

104. Gallardo, A. — La caryoquinesis. *Anales de la Sociedad Cientifica Argentina*, t. XLII, 1896.

105. Wilson, Ed. — Archoplasma, Centrosome and Chromatin in the Sea-Urchin Egg. *J. Morph.*, XI, 1895.

106. Meves, F. — *a*. Ueber amitotische Kerntheilung in den Spermatogonien des Salamanders. *Anat. Anz.*, 1891.

b. Ueber eine Metamorphose der Attraktionsphäre in den Spermatogonien von *Salamandra maculosa*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLIV, 1894.

107. V. Rath. — Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra mediterranea* (Leach) im speciellen und die Amitosenfrage im allgemeinen. *Zeitsch. f. wissensch. Zool.*, Bd LX, 1895.

108. Loewit. — Ueber amitotische Kerntheilung. *Biol. Centralbl.*, 1891.

109. Sabatier. — De la spermatogenèse chez les Crustacés décapodes. *Trav. de l'Inst. de zoologie de Montpellier*, 1893.

110. Preusse, F. — Ueber die amitotische Kerntheilung in den Ovarien der Hemipteren. *Zeit. f. wiss. Zool.*, LIX, 1895.

111. Henneguy, F. — Leçons sur la cellule. Paris, 1896, p. 386.
112. Ziegler, H. E. et O. vom Rath. — Die amitotische Kerntheilung bei den Arthropoden. *Biol. Centralb.*, Bd XI, 1891.
113. Strasburger, E. — Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXI, 1882
114. Waldeyer, W. — Ueber Karyokinese und ihre Beziehung zu den Befruchtungsvorgängen. *Arch. f. mikr. Anat.*, XXXII, 1888.
115. Gruber, A. — Amöben-Studien. *Berichte der naturf. Gesellsch. Freiburg, Festschr. f. A. Weismann*, 1894.
116. Cuénot, L. — Études physiologiques sur les Oligochètes. *Arch. de biologie.* t. XV, 1897, p. 79.
117. Hegler. — Ueber Kerntheilungserscheinungen. Sitzb. der botan. Section der 67en Vers. deutsch. Naturf. Lübeck, *Bot. Centralbl.*, 203, 1895.
118. Krompecher, E. — Ueber die Mitose mehrkerniger Zellen und die Beziehungen zwischen Mitose und Amitose. *Arch. path. Anat.*, CXLII, 1895.
119. Flemming, W. — Entwickelung und Stand der Kenntnis über Amitose. *Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch. herausg. von Merkel u. Bonnet*, Bd II, 1892, Wiesbaden, 1893.
120. Knoll, Ph. — Ueber Blutkörperchen bei wirbellosen Thieren. *Sitzungsber. der Wiener Akademie d. Wiss.*, 1893.
121. Frenzel, J. — *a.* Zur Bedeutung der amitotischen direkten Kerntheilung. *Biolog. Centralbl.*, Bd XI, 1891.
b. Die Mitteldarmdrüse des Flusskrebses und die amitotische Zelltheilung. *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd XLI, 1893.
122. Verson, E. — Zur Beurtheilung der amitotischen Kerntheilung. *Biol. Centralbl.*, 1891.
123. Nicolas, A. — *a.* Les spermatogonies chez la Salamandre d'hiver. *Comptes rendus soc. de biologie.* 1892.
b. Les bourgeons germinatifs dans l'intestin de la larve de Salamandre. *Bibliographie anatomique*, 1894.
124. Hertwig, R. — Ueber die Konjugation der Infusorien. *Abh. d. k. bayerischen Akad. d. Wiss.*, 2e Klasse, XVII, 1889.
125. Chun, C. — Ueber die Bedeutung der direkten Kerntheilung. *Sitz. Ber. d. physik. Œkonom. Gesellsch.* Kœnigsberg, 1890.
126. Balbiani et Henneguy. — Sur la signification physiologique de la division cellulaire directe. *Comptes rendus Acad. Sc.*, t. LXXIII, no 4, 1896.
127. Paladino. — *a.* Per l'amitosi nei Vertebrati. Una riposta al W. Flemming. *Anat. Anz.*, X, 1895.
b. Una seconda riposta al W. Flemming. *Ibid.*, 1895.
128. Gerassimoff. — Ueber die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten. Vorläuf. Mittheil. *Moskau.* 1892.
129. Roux, W. — Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo im Froschei. *Zeitsch. f. Biologie*, XXI. 1885.
130. Israël et Pappenheim. — Ueber die Entkernung der Säugethierythroblasten. *Arch. f. path. Anat.*, Bd CXLIII, 1895.
131. Demoor, A. — Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. *Arch. de Biol.*, t. XIII, 1894.
132. Œllacher, J. — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knoschenfische. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XXII, 1872.
133. Hertwig, R. — Beiträge zur einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. *Morph. Jahrbuch*, II, 1876.
134. Bellonci, G. — La karyokinèse dans la segmentation de l'œuf de l'Axolotl. *Arch. ital. de Biol.*, VI, 1884.
135. Fol, H. — Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. *Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève*, XXXI. 1879.
136. Schwarz, E. — Ueber embryonale Zelltheilung. *Mitt. a. d. embryol. Institute der k. Univ. Wien*, 1888.
137. Van der Stricht. — Contribution à l'étude de la sphère attractive. *Bull. Acad. roy. de Belgique* et *Archives de biologie*, XII, 1892.

138. Watasé. — On the nature of Cell-Organisation. *Biol. Lectures Marine Biol. Labor. Wood's Holl*, Boston, 1894.
139. Zacharias, E. — Ueber Beziehungen des Zellenwachsthums zur Beschaffenheit des Zellkerns. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.*, XII, 1894; et Ueber das Verhalten Zellkerns in wachsenden Zellen. *Flora*, LXXXI.
140. Van Beneden et Neyt. — Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaris mégalocéphale. *Bull. Ac. royale de Belgique*, 1887.
141. Nussbaum, M. — Ueber die Teilbarkeit der lebendigen Materie. Die spontane und künstliche Teilung der Infusorien. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XXVI, p. 485.
142. Gruber. — *a.* Ueber die Einflusslosigkeit des Kernes auf die Bewegung, die Ernährung und das Wachstum einzelliger Tiere. *Biol. Centralbl.*, Bd III, p. 581.
b. Ueber künstliche Teilung bei Infusorien. *Biolog. Centralbl.*, Bd I et Bd V.
143. Hofer, B. — Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kernes auf das Protoplasma. *Jen. Zeitschr. f. Naturwiss.*, 1890, Bd XXIV; N. F., Bd XVII.
144. Balbiani. — Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Contribution à l'étude du rôle physiologique du noyau cellulaire, *Rev. zoolog. suisse*, t. V, 1888.
145. Verworn. — Die physiologische Bedeutung der Zellkerns. *Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol.*, Bd LI, 1892.
146. Loeb, J. — *a.* Ueber Kernteilung ohne Zellteilung. Briefliche Mitteilung, *Arch. Entw. Mech.*, II, 298, 302, 1895.
b. Untersuchungen über die physiologische Wirkung des Sauerstoffmangels. *Arch. f. d. ges. Physiol.*, Bd LXII, 1896.
147. Migula, W. — Ueber den Einfluss starkverdünnter Säurelösungen auf Algenzellen. *Inaug. Dissert.*, Breslau, 1888.
148. Brandt, K. — Ueber *Actinosphaerium Eichhornii. Inaug. Dissert.* von Halle, 1877.
149. Driesch, H. — Ueber Variation der Mikromerenbildung. Wirkung von Verdünnung des Meerwassers. *Mittheil. d. Zool. Stat. zu Neapel*, Bd XI, 1895.
150. Prillieux. — Hypertrophie et multiplication des noyaux dans les cellules hypertrophiées des plantes. *C. rend. Acad. des sc.*, t. XCII, 1881.
151. Klebs, S. — *a.* Ueber den Einfiuss des Kernes in der Zelle. *Biol. Centralbl.*, Bd VII, 1888.
152. Wildeman, E. (De). — Recherches au sujet de l'influence de la température sur la marche, la durée et la fréquence de la caryocinèse du règne végétal. *Ann. de la Soc. Belge de microscopie*, t. XV, 1891.
153. Raciborski. — Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Wachsthumsweise des *Basidiobolus ranarum. Flora, oder. allg. bot. Zeitung*, 1896, Bd LXXXII, Heft 2.
154. Acqua. — Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale. *Malpighia*, vol. V, 1891.
154 bis. G. Haberlandt. — Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena, 1887.
155. Palla. — Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkerns beraubten Protoplasten. *Flora*, 1890.
156. Pfeffer. — Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen, etc. *Abhandl. der math. phys. Klasse der K. sächs. Gesellsch. der Wiss.*, Bd XVI.
157. Hauptfleisch. — Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. *Pringsheim's Jahrb.*, XXIV.
158. Klebahn. — Studien über Zygoten, II. *Pringsheim's Jahrb.*, Bd XXII.
159. Schmitz. — Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten. *Verhandl. d. Naturhist. Vereins. d. preuss. Rheinlande u. Westfalens*, 1880.
160. Korschelt. — Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. *Naturwissensch. Rundschau*, 1887.
161. Hertwig, O. et R. — Die Actinien anatomisch und histologisch, mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems, untersucht. Jena, 1879.

162. Tangl, E. — Zur Lehre von der Continuität des Protoplasmas. *Sitz. d. k. k. Akad. d. Wiss.*, Wien, XC, 1884.
163. Ogata. — Die Veränderungen der Pankreaszellen bei der Sekretion. *Arch. f. Anat. u Phys.*, 1883.
164. Stolnikoff. — Vorgänge in den Leberzellen. insbesondere bei der Phosphorvergiftung. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, 1887.
165. Loewit, M. — Ueber Neubildung und Beschaffenheit der weissen Blutkörperchen. *Beitr. zur path. Anat. u. allgem. Pathol.*, 1891.
166. Verson et Bisson. — Cellule glandulari ipostigmatiche nel *Bombyx mori. Publicaz. della Reale Stazione bacologica di Padova*, 1891.
167. Schultze, O. — Ueber den Einfluss des Hungers auf die Zellkerne. *Sitzunb. der phys. med. Gesellsch. Würzburg*, 1888, n° 10.
168. Klaatsch. — Ueber Kernveränderungen im Ectoderm der Appendicularien bei der Gehäusebildung. *Morph. Jahrb.*, XLIII.
169. Conklin. — *American naturalist*, janv. 1897.
170. Prenant, A. — Rapports du noyau et du corps protoplasmique dans les cellules des tubes hépatiques de l'*Oniscus murarius. Soc. biol.*, 6 fév. 1897.
171. Hartog, M. — Sur les phénomènes de reproduction. *L'Année biologique*, p. 699, 1897.
172. Galeotti, G. — Beitrag zur Kenntnis der Secretionserscheinungen in den Epithelzellen der Schilddrüse. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd XLVIII, 1897.
173. Lillie. — *Journ. of Morphol.*, vol. XII, 1896.

Explication des planches.

Planche XIII.

Fig. 1, 2, 3, 4. — Grandes cellules sexuelles de jeune Cobaye, sauf la fig. 4 qui représente un spermatocyte de jeune Rat. Ces figures nous montrent les aspects successifs que prennent les cellules au cours de la pycnose. Dans la fig. 1, on voit le protoplasma se rétracter et se resserrer en une masse qui entoure le noyau. Celui-ci présente un réseau chromatique dont les travées sont plus volumineuses qu'à l'état normal. Dans les fig. 2 et 3, les travées du réseau chromatique se resserrent de plus en plus, se soudent les unes avec les autres en un bloc chromatique unique (fig. 4). Dans la fig. 4 on voit un Nebenkern dont la substance, condensée en une petite sphère très colorée, est isolée du cytoplasma par une auréole plus claire. A côté de la masse chromatique se trouve le corps juxtanucléaire.

Fig. 5. — Cellule en dégénérescence hyaline dont le protoplasma s'est fragmenté en plusieurs masses. Terme ultime de la pycnose (grande cellule sexuelle, Cobaye).

Fig. 6, 7 et 20. — Les microsomes chromatiques se sont rassemblés en boules de grosseur presque identique qui, dans les phases ultérieures de ce processus, franchiront les limites du noyau et se répandront dans le cytoplasma. Dans le cytoplasma on voit une tache claire et rosée, et une tache vert foncé qui est le Nebenkern. Quelques-uns parmi ces fragments chromatiques peuvent s'amalgamer en une masse chro-

matique, et les autres se disperser dans le cytoplasma (fig. 7) (même objet).

Les fig. 8, 9, 10, 16 et 23 nous montrent que la pycnose peut suivre un autre processus. Les microsomes du réseau chromatique se séparent tout d'abord les uns des autres, puis ils se rassemblent en un seul bloc. Même objet, sauf la fig. 23 qui représente un spermatocyte de Rat jeune.

Les fig. 11, 12, 14, 15, 17, 18, indiquent que ces microsomes peuvent se concréter dans l'aire nucléaire en amas très irréguliers et à la face interne de la membrane nucléaire à laquelle ils forment un revêtement continu. Dans ces conditions de condensation extrême, ils se colorent très intensivement par le violet de gentiane (grande cellule sexuelle).

Fig. 13. — Cellule en dégénérescence hyaline et montrant une des formes déchiquetées que ces éléments sont susceptibles de prendre pendant leur disparition (même objet).

Fig. 21. — Protoplasma en plasmarrhexis. Noyau au début de la pycnose, les travées du réseau chromatique sont augmentées de volume et fusionnées les unes avec les autres (même objet).

Fig. 22, 27, 28, 29. — Protoplasma en plasmarrhexis. Le noyau est aux différents stades de la caryorrhexis par dispersion des microsomes du réseau chromatique dans l'aire cellulaire (même objet).

Fig. 24. — Protoplasma au début de la plasmarrhexis; au milieu de l'aire nucléaire qui a conservé sa forme normale on voit que le réseau chromatique s'est condensé en sphérules chromatiques; dans les stades ultérieurs, ces sphérules se rassemblent en une ou plusieurs masses chromatiques (même objet).

Fig. 25 et 26. — Protoplasma en plasmarrhexis. La chromatine du noyau s'est rassemblée en boules chromatiques encore enfermées dans la limite du noyau. Après la disparition de la membrane, ils se dispersent dans le cytoplasma. Autre variété de caryorrhexis (même objet).

Fig. 30. — Protoplasma en dégénérescence hyaline; la chromatine du noyau a perdu la propriété d'absorber les matières colorantes basiques d'aniline; le corps de Hermann a gardé cette propriété (spermatocyte de jeune Rat).

Fig. 31. — Noyau rétracté sous la forme d'une masse annulaire à l'intérieur de l'espace occupé par le noyau (grande cellule sexuelle).

Fig. 32. — Cellule en dégénérescence hyaline; la substance nucléaire s'est dissoute et a imbibé irrégulièrement le cytoplasma. Phénomène de caryolyse ou chromatolyse (même objet).

Fig. 33. — Noyau en dégénérescence vacuolaire; à l'intérieur de la vacuole on distingue un corps particulier, ovalaire et achromatique (spermatocyte de Rat jeune).

Fig. 34. — Protoplasma en dégénérescence hyaline. La substance nucléaire s'est dissoute et a diffusé dans tout le caryoplasma. Elle s'est colorée en bleu grisâtre par le violet de gentiane. Phénomène de métachromasie (même objet).

PLANCHE XIV.

FIG. 1. — Protoplasma en dégénérescence granuleuse. Les chromosomes au stade spirem serré commencent par se fusionner les uns avec les autres à l'un des pôles du noyau (grande cellule sexuelle).

FIG. 2. — Stade plus avancé du même processus. La plupart des chromosomes sont fusionnés en une masse unique; quelques-uns d'entre eux sont demeurés indépendants (même objet).

FIG. 3. — La chromatine est rassemblée en trois amas volumineux; les chromosomes demeurés libres se sont décomposés en leurs microsomes constitutifs qui figurent des traînées de granulations disposées bout à bout ou dispersées sans ordre dans le protoplasma (même objet).

FIG. 4. — Les cellules *a*, *b*, *d* ont subi les mêmes processus que les cellules 1, 2, 3. En *c*, on voit une cellule au même stade de la mitose, dont les chromosomes se sont décomposés en microsomes (même objet).

Fig. 5 et 6. — Protoplasma en plasmarrhexis. Les chromosomes, au stade spirem lâche, se sont séparés les uns des autres et ont envahi tout le champ cellulaire; certains ont même franchi ses limites pour se répandre dans le liquide intercellulaire. Quelques-uns parmi ces chromosomes se sont fragmentés en leurs granulations élémentaires (même objet).

FIG. 7. — Cellule au stade monaster. La plupart des chromosomes sont transformés en grains arrondis et assez volumineux; les autres se sont décomposés en microsomes qui remplissent le champ cellulaire. On ne voit pas trace de figure achromatique (même objet).

FIG. 8. — Cellule au stade dyaster, montrant une hypertrophie assez considérable de sa substance cytoplasmique et chromatique. Les chromosomes des asters sont condensés en deux plaques homogènes; on voit dans le cytoplasma une grande quantité de granulations chromatiques issues de la fragmentation des chromosomes non englobés dans les deux asters (même objet).

FIG. 9. — La cellule *a* nous montre des amas chromatiques informes, formés par la coalescence des chromosomes au stade dyaster; à partir de ces amas irradient des filaments achromatiques. Les cellules *b* et *c*, en pleine dégénérescence hyaline, présentent au niveau de leur équateur une plaque chromatique homogène. On voit encore quelques filaments du fuseau qui irradient à partir de points colorés qui sont peut-être les corpuscules polaires (même objet).

FIG. 10. — Protoplasma en dégénérescence granuleuse. Les chromosomes sont arrivés à se constituer en deux spirems-filles, dont les anses chromatiques, en grande partie dissoutes, sont à peine colorées et visibles (même objet).

FIG. 11. — Spermatocyte de jeune Rat au stade dyaster. La couronne polaire *a* est formée de chromosomes augmentés de volume et en partie soudés

les uns avec les autres. En *b* et *c* sont deux couronnes polaires rudimentaires situées chacune sur un des côtés de l'élément. De ces deux couronnes polaires partent deux fuseaux achromatiques qui se soudent ensemble au niveau de l'équateur de la cellule. A ce niveau, on remarque plusieurs corpuscules intermédiaires.

Fig. 12. — Protoplasma presque entièrement disparu. Stade monaster. Parmi les chromosomes, les uns se sont fusionnés en masses inégales et irrégulières, les autres se sont décomposés en leurs microsomes qui sont encore disposés bout à bout ou sont dispersés dans les restes du protoplasma. On voit encore quelques filaments du fuseau achromatique (grande cellule sexuelle de Cobaye).

Fig. 13. — Stade dyaster. Les anses chromatiques sont pour la plupart fusionnées en deux blocs chromatiques à bords irrégulièrement découpés. Les filaments du fuseau, disparus en grande partie, sont fragmentés et orientés sans ordre dans le protoplasma (même objet).

Fig. 14. — Protoplasma en dégénérescence hyaline. Les chromosomes, au stade dyaster, sont très réduits et agglomérés en partie; on voit quelques restes du fuseau sous forme de stries sombres parcourant le protoplasma condensé; à l'équateur de la cellule se trouve une série de grains chromatiques qui rappelle la plaque cellulaire. La chromatine, très condensée, est colorée en bleu noirâtre par le violet de gentiane (même objet).

Fig. 15. — Spermatocytes et spermatides de jeune Rat. *a*. Cellule en pycnose; *b*, *e*, *m*, mitoses pluripolaires, *c*, spermatocyte au stade dyaster, une des deux couronnes polaires est désagrégée en granulations chromatiques, les chromosomes de la couronne opposée sont fusionnés les uns avec les autres. *d*, spermatocyte au stade spirem lâche dont certains chromosomes se sont séparés et ont déterminé autour d'eux la formation d'irradiations achromatiques *f*, *g*, *k*, *l*, cellules hypochromatiques issues de la division des spermatocytes; dans la cellule *g* on remarque dans le cytoplasma le reste du fuseau dont les filaments se sont soudés les uns avec les autres en un cône homogène; à la base de ce cône se trouve le noyau qui s'est constitué sur place sans passer par les phases d'ascension polaire et dyaster; en *h* on remarque la moitié correspondante de la mitose; les filaments du fuseau sont séparés les uns des autres et l'aster chromatique est en dégénération. *i*, *n*, mitoses hypochromatiques.

Fig. 16. — Noyaux hypochromatiques dans un cytoplasma demeuré indivis (grandes cellules sexuelles).

Fig. 17. — Stade monaster. Les chromosomes, pour le plus grand nombre, se sont rassemblés en boules arrondies et volumineuses; les autres se sont décomposés en leurs microsomes constitutifs (même objet).

Fig. 18. — Dyaster. Chromosomes fusionnés en deux plaques homogènes et inclinées l'une sur l'autre; la plaque supérieure est moins volumineuse que la plaque opposée; c'est une mitose asymétrique en pleine dégénérescence. Au sommet du fuseau inférieur, on voit une tache claire

et rosée formée sans doute par le gonflement du corpuscule polaire (même objet).

Fig. 19. — Cellule en dégénérescence hyaline, bords échancrés et en partie dissous; les chromosomes du monaster sont coagulés les uns avec les autres en une bande équatoriale (même objet).

Fig. 20. — Mitose ayant abouti à la constitution d'un seul noyau *a*; en *b*, on voit une plaque chromatique provenant de la deuxième figure du dyaster et ayant été arrêtée tout de suite dans son évolution; en *c* est le corps chromatique de Hermann (spermatocyte de Rat jeune).

Fig. 21. — Dans le protoplasma de *b*, qui se trouve au début de la condensation hyaline, on voit les fibres du fuseau dissociées et répandues sans ordre; en *a*, parmi quelques granulations issues de la caryorrhexis du noyau, subsistent en dernier lieu quelques filaments achromatiques. Au-dessus de *b* se trouvait une cellule symétrique et exactement semblable; ces deux cellules-filles de la mitose d'un spermatocyte nous montrent que les noyaux peuvent se constituer sur place sans franchir les étapes de l'ascension polaire et du dyaster (même objet).

Fig. 22. — Grande cellule sexuelle en dégénérescence hyaline; on voit encore les restes de quelques filaments achromatiques au centre de l'élément et de la plaque équatoriale.

Fig. 23. — Les anses chromatiques sont pour la plupart fusionnées en masses assez volumineuses et irrégulières; les filaments achromatiques sont disposés sans ordre et sont disparus pour la plupart (même objet).

Fig. 24. — Figures caryocinétiques rudimentaires. On voit encore le Nebenkern (*n*) dans la partie inférieure de la cellule (spermatocyte de jeune Rat).

Fig. 25. — Deux cellules-filles encore réunies par le reste du fuseau achromatique. Les deux noyaux sont en pleine caryorrhexis (même objet).

Fig. 26. — Protoplasma en dégénération hyaline. Les chromosomes du dyaster, pour leur fusion, forment deux couronnes homogènes réunies par de nombreux tractus chromatiques (grande cellule sexuelle).

Fig. 27. — Deux noyaux-filles, dans un cytoplasma indivis, dont le volume est tout à fait inégal; ces noyaux sont issus d'une mitose asymétrique. En *c*, est le corps chromatique de Hermann (spermatocyte de jeune Rat).

Fig. 28. — Grande cellule sexuelle. Filaments achromatiques dispersés dans le cytoplasma. Chromosomes gonflés et disposés sans ordre le long des filaments. Quelques chromosomes sont décomposés en microsomes. Mitose désordonnée.

Fig. 29. — Mitose pluripolaire hyperchromatique, avec plicature d'un fuseau en dehors vers le bord de la cellule (spermatocyte de jeune Rat).

Fig. 30, 38, 39. — Spermatides d'un testicule atrophié expérimentalement.

Différentes phases de la division directe de leur noyau. *n* Nebenkern ou archoplasma ; *a* vésicule archoplasmique de Moore; *n'* Nebenkern résiduel.

Fig. 31. — Spermatide dont l'archoplasma est en dégénération. Le noyau semble normal. *c*, corps chromatique de Hermann.

Fig. 32. — Spermatide dont l'archoplasma s'est insinué entre le noyau et le cytoplasma, et entoure complètement le noyau.

Fig. 33. — Spermatide dont l'archoplasma (*n*) en forme de sphère a déterminé sur la face correspondante du noyau une invagination dans laquelle il s'est logé. *c*, corps chromatique de Hermann.

Fig. 34. — *n*, archoplasma qui s'enfonce à la manière d'une cheville dans une dépression de la paroi du noyau (même objet).

Fig. 35. — Spermatide dont l'archoplasma (*n*) n'est pas situé en regard de la fissuration du noyau. *a*, vésicule archoplasmique; *e* corps de Hermann.

Fig. 36. — Spermatide dont l'archoplasma a contourné une des deux moitiés du noyau et s'est arrêté au niveau d'une rigole creusée en face de la fissure nucléaire et qui va bientôt la rejoindre. *a*, vésicule archoplasmique; *c*, corps de Hermann.

Fig. 37. — Grande cellule sexuelle de jeune Cobaye. Division directe du noyau qui s'est réalisée en face du Nebenkern (*n*).

Fig. 40. — Spermatide en division directe. La coupure nucléaire n'est pas située en face du Nebenkern (*n*).

Toutes les figures des planches XIII et XIV ont été dessinées avec l'objectif homogène 2 mm. de Zeiss ou avec l'objet homogène 18 de Reichert et avec les oculaires compensateurs 6 et 8 de Zeiss. Les images ont été projetées sur la table de travail avec la chambre claire de Abbe.

DE LA PROVENANCE DU CORPUSCULE CENTRAL (CENTROSOME) DANS LA FÉCONDATION

Par **R. D'ERLANGER**

Après que les travaux d'**Anton Schneider**, de **Bütschli** et d'**Auerbach** eurent jeté les bases de nos connaissances sur les phénomènes intimes de la fécondation chez les Métazoaires, les recherches d'**Oscar Hertwig** (75-78) élucidèrent la marche générale de la fécondation en expliquant quelques points très importants, restés obscurs à ses devanciers, notamment la formation du premier fuseau de segmentation par la fusion des noyaux germinatifs, c'est-à-dire du noyau du spermatozoïde et du noyau ovulaire, après la formation des globules polaires. Ces travaux d'**O. Hertwig**, ainsi que ceux de **Fol** (79), prouvèrent que le noyau du spermatozoïde pendant sa marche vers le noyau ovulaire est accompagné d'un aster. **Fol** (79) montra le premier que les rayons de l'aster convergent vers un point situé à quelque distance du noyau spermatique; de plus il ressort de ses figures et de ses descriptions que l'aster spermatique se divise pour former les pôles du premier fuseau de segmentation; cependant il ne sembla pas se douter de l'importance du fait. Entre temps **E. Van Beneden** (76) découvrait les « corpuscules polaires » aux extrémités du fuseau achromatique dans les cellules embryonnaires des Dicyémides. Les corpuscules polaires furent figurés par **O. Hertwig** dans ses second et troisième mémoires sur la fécondation (77-78), ainsi que par **Fol** dans son travail sur la fécondation et le commencement de

l'hénogénie (79). En 1883, **E. Van Beneden** retrouva les corpuscules polaires dans l'œuf de l'*Ascaris megalocephala* et les désigna dès lors du nom de « corpuscules centraux ». Ce n'est qu'en 1887 que **E. Van Beneden** et **Boveri**, indépendamment l'un de l'autre et à peu près simultanément, considèrent le corpuscule central comme un organe permanent de la cellule. **Boveri** gratifie alors le corpuscule central du nom de centrosome, qui signifie absolument la même chose, tout en ayant une plus docte tournure. Jusque-là on s'était peu préoccupé de l'origine du corpuscule central, ou, ce qui revient à peu près au même, de l'origine des pôles du premier fuseau de segmentation. **Mark** (1881), dans son beau travail sur l'œuf de *Limax*, croit que les pôles du premier fuseau de segmentation se forment à neuf et ne dérivent point d'asters préexistants. **Vejdovsky** (1888), le premier, établit d'une manière indiscutable que les pôles du premier fuseau de segmentation de la *Rhynchelmis* (*Euaxes*) proviennent de la division du « périplaste » (sphère attractive de Van Beneden) accompagnant le noyau spermatique; de plus il montra que le « périplaste » du noyau ovulaire (pronucléus femelle) dégénère. **Vejdovsky** figure assez souvent dans les « périplastes-mères » (sphère attractive, centroplasme), un corpuscule équivalant (à mon sens) au corpuscule central et le nomme « périplaste-fille [1] ». Les observations d'**E. Van Beneden** et celles de **Boveri** relativement à l'origine des corpuscules centraux du premier fuseau de segmentation de l'œuf de l'*Ascaris megalocephala* se contredisent. **Van Beneden**, en effet, est porté à croire que l'un d'eux provient de l'œuf, l'autre du spermatozoïde, sans apporter d'observations conclusives à l'appui de son opinion. **Boveri**, au contraire, fait dériver les deux corpuscules centraux du premier fuseau de segmentation de la division d'un centrosome unique, fourni par le spermatozoïde. Cependant ses arguments sont loin d'entraîner la conviction, car **Boveri** n'a point vu le centrosome dans le spermatozoïde; de plus il hésite à affirmer qu'il n'y a d'abord qu'un seul centro-

1. Les beaux mémoires de **Mark** et de **Vejdovsky** ont été généralement fort négligés et la plupart du temps les observateurs ne semblent se préoccuper que des travaux auxquels les œufs d'Oursins ou de l'*Ascaris* ont servi de base.

some; enfin l'amas granuleux au milieu duquel il trouve le centrosome simple, ou dédoublé, ne correspond nullement à la sphère attractive de Van Beneden, ni à l'archoplasme (de Boveri), mais bien aux restes du corps protoplasmique du spermatozoïde, comme l'avait déjà établi **E. Van Beneden.** L'opinion de **Boveri** n'était donc pas suffisamment étayée par ses observations, et c'est pourquoi **O. Hertwig** (92), dans son traité sur la cellule, ne considère pas la question comme définitivement tranchée; tel aussi est l'avis de **R. Zoja** (96-7) dans sa revue générale de la fécondation.

En 1891 parut un article assez court de **Fol**, intitulé « *Le quadrille des centres* », qui eut un succès retentissant. **Fol** décrivait la marche de la fécondation, notamment dans l'œuf d'Oursin et soutenait que le noyau spermatique ainsi que le noyau de l'œuf mûr étaient chacun munis d'un corpuscule central, que ces deux corpuscules centraux, une fois arrivés aux deux extrémités d'un diamètre du premier noyau de segmentation (formé par la fusion des noyaux spermatique et ovulaire), se divisaient, que chaque moitié décrivait un arc de cercle en sens inverse, pour venir se fusionner avec une moitié de l'autre corpuscule divisé de la même manière; qu'en résumé chacun des deux corpuscules du premier fuseau de segmentation serait donc formé par une moitié du corpuscule central spermatique et une moitié du corpuscule central ovulaire. La théorie de **Fol**, extrêmement plausible et fort satisfaisante en apparence, fut acceptée presque unanimement et accueillie dans tous les traités. Cependant **Vejdovsky** (1891) protesta fort énergiquement contre les conclusions de **Fol**, en s'appuyant sur les résultats de ses recherches sur l'œuf de *Rhynchelmis*. **Boveri** (92), dans un article général sur la fécondation, ne mit pas en doute l'exactitude des observations de **Fol**, mais considéra le mode de fécondation décrit sous le nom de « quadrille des centres » comme quelque chose d'exceptionnel, estimant qu'en général les centrosomes du premier fuseau de segmentation sont d'origine spermatique.

La théorie de **Fol** fut presque immédiatement confirmée pour les végétaux supérieurs par **Guignard** (1891), pour les animaux par **Conklin** (94) (*Crepidula*) et par **Blanc** (94) (Truite). Cepen-

dant **Brauer** (92) (*Branchipus*), **Henking** (92) (*Pyrrhocoris*), **Fick** (93) (*Axolotl*), **Julin** (93) (*Styelopsis grossularia*) décrivirent l'origine spermatique des centrosomes, ou du moins des asters du premier fuseau de segmentation, car aucun de ces observateurs, si ce n'est peut-être **Julin** (son mémoire ne contient pas de figures) n'a vu les véritables corpuscules centraux.

Les conclusions de **Blanc** étaient en contradiction absolue avec celles de **Boehm** sur *Petromyzon* (88) et la Truite (91). Les figures de **Vialleton** (88) sur la fécondation de la Seiche (*Sepia*) montrent qu'il a confondu le noyau spermatique et le noyau ovulaire, car le noyau central de Vialleton correspond au noyau de l'œuf mûr, le noyau distal au noyau spermatique, mais elles prouvent clairement que l'aster, dont la division formera les pôles du premier fuseau de segmentation, paraît dans le voisinage du noyau distal et spermatique. Enfin **Sobotta** trouve un centrosome près du noyau spermatique dans la fécondation de l'œuf de la Souris (93).

La véritable réaction contre l'engouement pour la théorie de Fol ne commença qu'en 1895. **E. B. Wilson** avec **Matthews** (95), ainsi que **Boveri**, reprirent l'étude de la fécondation chez les Échinodermes et démontrèrent de nouveau que les pôles du premier fuseau de segmentation proviennent de la division de l'aster spermatique. Bien que **Matthews** ait décrit et figuré des corpuscules polaires aux extrémités des fuseaux directeurs des œufs d'une Étoile de mer, ni lui, ni **Wilson**, n'en purent trouver ni dans l'aster spermatique, ni aux pôles du premier fuseau de segmentation, d'où ils conclurent qu'il n'y avait point de centrosomes dans les objets étudiés par eux. **Boveri** ne réussit pas plus que **Wilson** à voir les véritables centrosomes aux pôles du premier fuseau de segmentation de l'œuf d'Oursin, bien qu'il le décrît avec assez d'exactitude dans l'aster spermatique; c'est à tort qu'il considère les sphères attractives (périplastes-mères, centroplasmes) du premier fuseau de segmentation comme d'immenses centrosomes, tandis que **Wilson** (95) envisage ces formations comme équivalentes aux archoplasmes de Boveri (terme imaginé par **Boveri** pour désigner la substance spéciale

qui forme les asters et le fuseau achromatique). Dans la même année la fécondation chez les Oursins fut encore étudiée spécialement par **Kostanecki**, **Reinke**, **Hill** et complémentairement par **Field** et **vom Rath**. **Hill** se servit du *Sphærechinus granularis* et ne trouva pas de centrosomes dans l'œuf mûr après l'expulsion des globules polaires. Quand le spermatozoïde a pénétré dans l'œuf, le segment intermédiaire se détache de la tête, qui subit une rotation de telle manière que le noyau spermatique, qui d'abord précédait le segment intermédiaire, se trouve, par suite de cette opération, suivre celui-ci dans sa marche vers le noyau ovulaire (pronucléus femelle). L'on voit bientôt un aster autour du segment intermédiaire, au centre duquel aster se trouve alors une masse réticulée renfermant un centrosome extrêmement petit. L'aster se divise au moment où le noyau spermatique entre en contact avec le noyau ovulaire, pour se fusionner avec lui. Après la division de l'aster, les asters-filles voyagent vers les pôles du premier noyau de segmentation pour devenir les pôles du premier fuseau de segmentation. Pendant ce temps, **Hill** n'a pu mettre en évidence les centrosomes, qui apparaissent très nets quand les asters ont atteint leur position définitive. **Field** aussi a bien vu le centrosome spermatique, mais il le place à tort à l'avant de la tête du spermatozoïde, car presque toutes les dernières recherches sur la spermatogenèse montrent que le centrosome est situé dans le segment intermédiaire (Mittelstück). **Kostanecki** décrit et figure les véritables centrosomes à tous les stades de la fécondation quoique d'une manière très schématique. **Vom Rath**, dans un travail consacré à l'étude de la sphère attractive et du centrosome et portant sur un grand nombre d'objets, décrit les centrosomes de l'œuf d'Oursin fécondé à peu près de la même manière que **Kostanecki**. Enfin **Reinke** s'occupait également de la fécondation de l'œuf d'Oursin qu'il étudia aussi sur le vif. Ses observations, comme celles de **Kostanecki**, sont tout à fait défavorables à la théorie de Fol, qu'il n'ose cependant rejeter entièrement. Comme le travail de **Reinke** n'est pas accompagné de figures, il n'est pas facile de juger s'il a vu les véritables centrosomes, mais il affirme qu'ils sont exactement tels que les a représentés

Fol en 1879. Je crois donc, d'après mes propres observations, pouvoir affirmer que les centrosomes de **Fol** (79) et de **Reinke** ne correspondent pas exactement aux véritables corpuscules centraux, mais bien au corpuscule central plus une partie du centroplasme qui l'entoure. Cependant je puis confirmer les descriptions de **Reinke** et les figures de **Fol** en tant que je constate comme eux que les centrosomes des œufs d'Oursins changent de forme dans les différents stades de la division des blastomères et de l'œuf. Les corpuscules centraux sont ici tantôt ovoïdes, tantôt elliptiques, tantôt réniformes, jamais parfaitement sphériques. Souvent ils se montrent composés de plusieurs vésicules accolées, comme l'avait déjà indiqué **Bütschli** (92). Bien que **Kostanecki** (96) nie cette structure intime du corpuscule central, la figure 6 (photographie) du second travail de **Wilson** (96) la montre d'une manière très nette. Dans ce second mémoire, illustré de magnifiques photographies, **Wilson** (96) revient sur sa première opinion, nie l'existence de l'archoplasme de **Boveri**, considère les asters et le fuseau comme le résultat d'un remaniement des mailles du réseau protoplasmique et nucléaire, et décrit, dans certains stades de la division de l'œuf, des corpuscules centraux correspondant aux centrioles de Boveri (terme imaginé par **Boveri** pour désigner de petits corps situés au centre de ses énormes centrosomes réticulés). **R. Hertwig** (95-96) analyse le développement des œufs d'Échinodermes non fécondés et montre que le noyau de l'œuf mûr est capable à lui tout seul de former un fuseau plus ou moins normal, dont la plaque chromatique peut se diviser normalement. L'œuf lui-même présente quelquefois des traces d'une première segmentation en deux cellules. **R. Hertwig** n'a trouvé ni auprès du noyau ovulaire, ni aux pôles du fuseau formé par celui-ci, ni pendant la fécondation (qu'il a étudiée complémentairement), si ce n'est exceptionnellement, aucun corpuscule ressemblant aux centrosomes décrits par **Hill**, **Kostanecki**, **vom Rath** et moi-même. Cependant il rencontre toujours aux pôles du fuseau formé par le noyau ovulaire, ainsi qu'au pôle unique du fuseau en éventail (figure achromatique unipolaire anormale), une masse homogène ou granuleuse, qu'il considère comme un ovo

centre. Cet amas sphérique correspondrait selon lui au centrosome décrit par **Boveri** (95) et à l'archoplasme de **Wilson** (95), il y voit un véritable corpuscule central.

Bien que les travaux ci-dessus énumérés sur la fécondation des œufs d'Échinodermes présentent de nombreuses et importantes contradictions, il est cependant permis d'en tirer une conclusion commune, à savoir : que la théorie de **Fol**, connue sous le nom de « quadrille des centres » doit être définitivement rejetée pour l'objet qui lui a servi de base, l'œuf d'Oursin. Comment expliquer une pareille erreur de la part d'un observateur aussi distingué que **Fol**? Cela n'est pas très facile, mais pourtant je crois pouvoir fournir une raison qui me paraît fort plausible : **Kostanecki**, **Reinke** et **vom Rath**, ont trouvé à côté du noyau ovulaire (pronucléus femelle) ou au côté du premier noyau de segmentation, opposé à celui où se trouve le centrosome dédoublé du noyau spermatique, deux petits corpuscules très rapprochés l'un de l'autre, qu'ils considèrent comme le centrosome dédoublé du pôle interne du second fuseau directeur. La présence de quatre corpuscules centraux, situés deux à deux aux extrémités opposées d'un même diamètre du premier noyau de segmentation, a pu servir de point de départ à **Fol**, qui en aura déduit les autres stades figurés dans son dernier mémoire. En tout cas **Fol** ne s'est pas laissé induire en erreur par la polyspermie, très fréquente chez les œufs fécondés artificiellement, car il l'avait déjà étudiée lui-même.

Voyons maintenant comment se comporte l'œuf d'autres animaux que les Échinodermes et commençons par les Nématodes qui, avec les Oursins, ont été jusqu'à présent l'objet classique pour l'étude de la fécondation. J'ai déjà noté que la question de l'origine des corpuscules centraux du premier fuseau de segmentation de l'œuf de l'*Ascaris megalocephala* n'avait été tranchée ni par **E. Van Beneden**, ni par **Boveri**; c'est là du moins l'opinion de **O. Hertwig** et de **R. Zoja**, que je partage du reste. Les travaux de **Herla** (95) et de **Sala** (95) ne résolurent pas non plus ce problème, mais ils montrèrent qu'il y a aux pôles des fuseaux directeurs une série de petits corpuscules disposés en

file, perpendiculairement à l'axe du fuseau, qui normalement a la forme d'un tonnelet, avec des pôles aplatis. Les expériences de **Sala** prouvèrent que, sous l'action du froid, les fuseaux directeurs se modifient profondément et affectent les formes décrites par **Van Beneden**, **Carnoy** et d'autres, et qu'il faudrait considérer comme pathologiques; or aux pôles de ces fuseaux modifiés, particulièrement dans la figure achromatique unipolaire en éventail, les nombreux corpuscules, disposés en disque aux extrémités des fuseaux directeurs en tonnelet, se rassemblent et se fusionnent, de manière à former un ou deux corpuscules de taille beaucoup plus considérable, entourés d'une aréole claire et présentant toutes les apparences d'un véritable corpuscule central ou centrosome. L'on rencontre assez fréquemment chez l'Ascaride du Cheval des fuseaux directeurs doubles ou dédoublés en deux fuseaux, parallèles l'un à l'autre, ou divergeant légèrement aux extrémités; **Hæcker** (94) et **vom Rath** ont trouvé aux quatre pôles de ce double fuseau un corpuscule qu'ils considèrent comme un véritable centrosome, soit quatre en tout. J'ai moi-même (96) confirmé les observations de **Hæcker** et de **vom Rath** ainsi que celles de **Herla** et de **Sala**, et en outre trouvé à chacun des trois pôles de la figure ypsiliforme de **Van Beneden** un corpuscule semblable, soit trois en tout; enfin j'ai vu, bien que fort rarement, des fuseaux directeurs pareils à ceux décrits par **Carnoy** (86.1), c'est-à-dire avec pôles effilés et radiations polaires, qui présentaient à chaque extrémité un corpuscule central. De toutes ces observations je crois donc pouvoir conclure que les fuseaux directeurs de l'*Ascaris megalocephala*, contrairement à l'opinion de **Boveri**, présentent véritablement des corpuscules centraux [1]. A l'appui de ces conclusions je citerai les faits suivants : dans l'œuf du Tardigrade *Macrobiotus macronyx*, le premier fuseau directeur de l'œuf ovarien occupe le grand axe presque entier de l'œuf et l'on voit, aux extrémités de ce fuseau absolument typique, un corpus-

1. **H. Lebrun** (*Anat Anz.*, VII, 1892, p. 627) affirma le premier la présence de corpuscules centraux aux pôles des fuseaux directeurs de l'œuf de l'*Ascaris megalocephala*, mais sa note ne contient ni figures ni descriptions de ces corpuscules.

cule central sphérique très net au milieu de l'aster. Lorsque l'œuf a été déposé dans l'ancienne carapace de la mère et fécondé, le premier fuseau directeur s'est raccourci considérablement (à $\frac{1}{6}$ de sa longueur primitive) tout en se rapprochant de la surface de l'œuf, qu'il touche avec son pôle externe (l'axe du fuseau étant toujours situé dans un rayon vecteur de l'œuf ellipsoïde, généralement tout près du grand axe). Le fuseau affecte maintenant la forme d'une gerbe, aux pôles très aplatis duquel on ne voit plus de corpuscule central sphérique, mais bien une série de granules beaucoup plus petits disposés perpendiculairement à l'axe du fuseau (vu de côté) et constituant un petit disque, quand on examine un des pôles du fuseau en coupe optique transversale. Ces deux petits disques ne sont autre chose que les corpuscules centraux naguère sphériques, maintenant aplatis. Ce genre de corpuscules centraux a déjà été décrit ailleurs que chez l'*Ascaris* et *Macrobiotus*. **Bütschli** (76) en a figuré chez la Lymnée également aux pôles du premier fuseau directeur raccourci, enfin tout dernièrement trois élèves de **Strasburger** (97), **Harper**, **Fairchild** et **Swingle** en ont trouvé chez les Ascomycètes, le *Basidiobolus ranarum* et les Sphacélariacées. Je dois ajouter que, de ces trois auteurs, **Swingle** est le seul qui considère les corpuscules en question comme de véritables centrosomes, tandis que **Harper** et **Fairchild** y voient du « kinoplasma » condensé. Si les faits que je viens d'énumérer ne suffisaient pas pour établir que les fuseaux directeurs de l'*Ascaris megalocephala* sont munis de corpuscules centraux, j'ajouterais qu'on a trouvé des centrosomes aux pôles des fuseaux directeurs chez un très grand nombre d'animaux, entre autres chez les Échinodermes, les Turbellariés, les Annélides, les Gastéropodes pulmonés, et les Copépodes. Si les fuseaux directeurs possèdent des corpuscules centraux, l'ovocyte de premier ordre et l'œuf mûr doivent en avoir également à l'état de repos. De fait **Platner** (86) constata la présence d'un centrosome auprès de la vésicule germinative de l'œuf de l'*Aulastomum gulo*. **Stauffacher** (93) en trouva deux auprès de la vésicule germinative de l'œuf de *Cyclas*. **R. Hertwig** décrit un ovocentre dans l'œuf mûr non fécondé de

l'Oursin. Nous avons vu que l'on trouve quelquefois un corpuscule central double auprès du noyau ovulaire (pronucléus femelle) des œufs d'Oursins, j'ai moi-même (97) exceptionnellement vu un seul corpuscule central dans le voisinage du noyau ovulaire (pronucléus femelle) en voie de formation chez l'*Ascaris megalocephala*. Presque tous les auteurs s'accordent maintenant en ceci, que le corpuscule central simple ou dédoublé du pôle interne du second fuseau directeur dégénère, ainsi que l'aster qui l'entoure, et nous examinerons tout à l'heure les travaux des deux seuls auteurs récents qui sont d'un avis contraire.

Revenons maintenant à la fécondation chez les Nématodes. **O. Meyer** (95) l'étudia chez le *Strongylus tetracanthus*, trouva que les fuseaux directeurs manquent d'asters et de corpuscules centraux, que, peu de temps après la pénétration du spermatozoïde, un centrosome se montre tout près du noyau spermatique (pronucléus mâle), que ce centrosome se divise très tôt, en formant entre ses deux moitiés un fuseau central qui ne tarde pas à disparaître quand les asters s'écartent l'un de l'autre, que ces deux centrosomes avec leurs asters peuvent être situés tout près du noyau spermatique, souvent placé entre les deux asters, ou bien s'écarter fort considérablement du noyau spermatique et même l'un de l'autre. **Meyer** a observé un cas particulier très intéressant de l'écartement des deux asters spermatiques : l'un des asters était situé près du noyau spermatique, l'autre tout près du noyau ovulaire, de sorte qu'un observateur inexpérimenté aurait pu prendre ce dernier pour un centrosome ovulaire, tandis que de fait les pôles du premier fuseau de segmentation sont fournis par le spermatozoïde. J'ai moi-même étudié tout particulièrement la fécondation chez l'*Ascaris megalocephala* (96-97). Je ne reviendrai pas sur les fuseaux directeurs et leurs corpuscules centraux ; il suffit de constater que le centrosome du pôle interne du second fuseau directeur, même quand il persiste auprès du noyau ovulaire (pronucléus femelle) dégénère bientôt. J'ai réussi à trouver le centrosome chez quelques spermatozoïdes libres dans l'utérus, c'est-à-dire avant leur pénétration dans l'œuf ; il se trouve alors

entre la tête du spermatozoïde (noyau entouré de protoplasme) et le corps réfringent, au milieu d'un arc de cercle formé d'une substance plus colorable que le protoplasme du spermatozoïde et séparant la tête de la queue qui contient le corps réfringent. Cette observation n'ayant été faite que sur un nombre très restreint de spermatozoïdes libres, je ne voudrais pas nier que le centrosome ne puisse se trouver le reste du temps à l'intérieur du noyau même. **R. Zoja** (96-97) dit avoir distingué dans le noyau des spermatozoïdes un petit corps rond se colorant d'une manière spéciale par l'hématoxyline au fer. Pour ma part, je n'ai pas réussi à confirmer l'observation de **Zoja**[1]. **E. Van Beneden** montra en 1883 que le spermatozoïde dégénère bientôt après avoir pénétré dans l'œuf. Le corps réfringent s'arrondit en boule et se détache de la tête du spermatozoïde; suivant **Van Beneden** il serait expulsé de l'œuf et on le retrouverait entre l'œuf et la membrane extérieure, c'est-à-dire dans la couche périvitelline. Je ne puis confirmer cette observation que pour un petit nombre d'œufs et dans la plupart des cas je trouve que le corps réfringent disparaît par résorption dans le protoplasme de l'œuf, comme l'affirme **Nussbaum** (84). La tête du spermatozoïde, contenant le noyau, possède un protoplasme relativement très abondant, dont les granulations très considérables sont disposées en couches concentriques autour du noyau et en même temps en rayons partant du noyau pour arriver jusqu'à la périphérie. Je considère ces granulations comme situées dans les points nodaux des alvéoles protoplasmiques. Bientôt le spermatozoïde, moins le corps réfringent et la couche alvéolaire qui l'entoure, arrive au centre de l'œuf, occupé avant la formation des globules polaires par le noyau de l'ovocyte de premier ordre (vésicule germinative). Là le protoplasme du spermatozoïde se désagrège et forme un amas de granulations, que j'appellerai zone de détritus. Les granulations de cet amas correspondent à celles du protoplasme de la tête du spermatozoïde. Le segment intermédiaire du spermatozoïde dégénère moins rapidement que la tête et forme un petit corps en forme de

1. Pour trancher cette question, il faudrait étudier la formation de la spermatide et sa transformation en zoosperme.

calotte, dans lequel le noyau spermatique reste emboîté pendant quelque temps encore. C'est à ce moment que le centrosome devient libre. On le reconnaît dans les préparations *in toto* à sa taille, sa réfringence et sa colorabilité plus grande que celles des autres granulations de la zone de détritus. Entre temps le noyau spermatique (pronucléus mâle) grossit, sa structure devient moins dense, il se gonfle et montre bientôt deux anses chromatiques après s'être entièrement dégagé du corps en calotte qui reste encore longtemps reconnaissable. Pendant que ces phénomènes s'accomplissent, les globules polaires ont été formés et le noyau de l'œuf (pronucléus femelle) se reconstitue aux dépens de la plaque nucléaire interne du second fuseau directeur. Les deux noyaux (pronucléi) avancent maintenant l'un vers l'autre, le noyau femelle de la surface vers le centre, le noyau mâle du centre vers la surface et se rencontrent à moitié chemin, sur deux rayons différents, pour s'accoler l'un à l'autre. Le centrosome se dirige aussi vers la surface de l'œuf et vient se placer entre celle-ci et les deux noyaux conjugués; il a considérablement diminué de volume.

C'est arrivé là que le centrosome se divise généralement; cependant il peut s'être divisé préalablement ou dans la zone de détritus, ou en dehors de celle-ci. Je dois signaler ici que **Boveri** a pris la zone de détritus pour la première apparition de sa sphère archoplasmatique; il n'en est pas ainsi, car cet amas granuleux correspond, comme l'ont montré **Van Beneden**, puis **Herla** (95), au protoplasme désagrégé du spermatozoïde. Le centrosome simple ou dédoublé, une fois issu de la zone de détritus, est complètement nu, c'est-à-dire qu'il n'est pas entouré de protoplasme affectant une structure concentrique ou rayonnée. Quand le centrosome se prépare à se diviser il s'allonge, puis montre la forme d'une haltère dont le manche s'étire considérablement et se scinde au milieu; puis les moitiés sont absorbées par les centrosomes-filles correspondants, qui se mettent bientôt à grossir considérablement. Une fois arrivé à sa place définitive entre les noyaux conjugués et la surface de l'œuf, le ou les centrosomes s'entourent d'un protoplasme très dense à fine structure alvéolaire ne présentant encore ni structure con-

centrique ni rayonnée. A mesure que les centrosomes-filles grossissent, on voit les alvéoles du protoplasme se grouper en couches concentriques autour de chacun d'eux; c'est l'apparition des sphères que je désigne du nom de « centroplasmes ». Il n'y a d'abord point de fuseau (dit central) entre les deux centrosomes.

Celui-ci ne se forme généralement que lorsqu'une droite imaginaire réunissant les deux corpuscules centraux-filles est venue se placer perpendiculairement au plan passant par le centre de l'œuf et les centres des noyaux conjugués. L'axe du fuseau (central) n'est pas d'abord placé dans le plan passant par la droite réunissant les centres des deux noyaux; d'abord parallèle à ce plan l'axe du fuseau s'en rapproche de plus en plus, tout en y restant parallèle et ce n'est que lorsque le fuseau a atteint le maximum de son développement, correspondant à la phase de la plaque nucléaire équatoriale indivise, que l'axe du fuseau est perpendiculaire sur le milieu d'une ligne droite passant par les centres des deux noyaux. J'appellerai le phénomène que je viens de décrire l'orientation de l'axe du fuseau. Les asters n'apparaissent généralement qu'après que l'orientation de l'axe du fuseau est terminée. Le fuseau (central) reste longtemps exclusivement cytoplasmique, vu que les membranes des noyaux ne disparaissent que pendant l'élongation du fuseau d'abord large et court. Je crois donc avoir démontré que les pôles du premier fuseau de segmentation chez l'*Ascaris megalocephala*, ainsi que leurs corpuscules centraux, proviennent directement du corpuscule central introduit dans l'œuf par le spermatozoïde. — Une partie de mes conclusions relativement à la fécondation de l'œuf de l'*Ascaris meg.*, ont été confirmées d'une manière indépendante par **Kostanecki** et **Siedlecki** (96), cependant les deux auteurs polonais n'ont pas vu le centrosome dans le spermatozoïde et ne l'ont observé que depuis le moment où les deux noyaux de l'œuf fécondé présentent la même taille et la même structure et se rapprochent pour se conjuguer. De plus ils considèrent avec **Boveri** la zone de détritus comme une véritable sphère (archoplasme), tandis que je me range à l'avis contraire, celui de **E. Van Beneden**, en quoi je me trouve d'ac-

cord avec **Sala** et **Herla**. Les observations de **Carnoy** (86.2) sur différents Nématodes, celles de **Loewenthal** (90) [1] sur l'œuf de *Oxyuris ambigua* et les miennes sur quatre espèces de *Rhabditis* confirment l'opinion de **Van Beneden**. — J'ai étudié *sur le vif* (97) la fécondation et les deux premières divisions de l'œuf de deux espèces de *Rhabditis* (*pellio* et *dolichura*) [2] et j'ai constaté que toujours le centroplasme (sphère attractive de Van Beneden), dont la division fournit les pôles du premier fuseau de segmentation, se forme autour du centrosome spermatique. Le centroplasme se montre d'abord à peu de distance du noyau spermatique (pronucléus mâle) et semble même souvent en sortir. Le pronocléus mâle peut toujours et jusqu'au moment où les deux pronucléi ont disparu, être distingué du pronucléus femelle par ses dimensions plus restreintes (d'environ un quart) et, dans les premiers stades de la fécondation, par sa position au pôle externe de l'œuf, opposé au pôle interne où se forment les corpuscules polaires. Contrairement à ce qui a lieu généralement dans la fécondation, c'est le noyau ovulaire (pronucléus femelle) qui se déplace pour s'approcher du noyau spermatique, d'abord tout à fait stationnaire. Quand la conjugaison des deux noyaux s'opère lentement, le centroplasme s'écarte considérablement du noyau spermatique, se divise bien avant la conjugaison des noyaux et peut quelquefois se rapprocher tellement du noyau ovulaire (avant ou après la division du centroplasme) que, si l'on n'avait pas suivi toute la marche de la fécondation, on serait tenté de prendre les centroplasmes spermatiques pour des centroplasmes ovulaires. Cette division précoce du centroplasme spermatique et son écartement considérable du noyau spermatique ont été signalés pour la première fois par **Vejdovsky** pour l'œuf de *Rhynchelmis* et confirmés depuis pour l'œuf d'un Nématode par **O. Meyer**. Enfin j'ai réussi à voir sur le vif les centrosomes dans tous les stades de la formation et de la division du premier fuseau de segmentation. — Nous pouvons donc conclure que chez les Nématodes, comme chez les Echinodermes,

1. **Loewenthal** a vu les centrosomes aux pôles du premier fuseau de segmentation, même avant le stade de la plaque équatoriale, mais il n'apporte aucune observation relativement à leur origine.

2. Ainsi que plus sommairement *Rhabditis teres* et *Diplogaster longicauda*.

les pôles et les centrosomes du premier fuseau de segmentation sont d'origine spermatique[1].

Examinons maintenant les travaux sur la fécondation d'animaux appartenant à d'autres embranchements. **Van der Stricht** (94) décrivit des centrosomes aux pôles du fuseau de l'œuf d'un Turbellarié (*Thysanozoon Brochii*) et reconnut depuis qu'il s'agissait du premier fuseau directeur[2].

Récemment **Klinkowström** (97) étudia la maturation et la fécondation d'un autre Turbellarié (*Prosthaceræus vittatus*), trouva deux centrosomes auprès de la vésicule germinative dans les prophases de la division, centrosomes fournissant les pôles du premier fuseau directeur. Pour des causes d'ordre technique il ne put mettre en évidence les centrosomes du second fuseau directeur, mais conclut à leur présence. Les mêmes causes l'empêchèrent de résoudre la question de l'origine des pôles du premier fuseau de segmentation.

Les Annélides ont servi d'objet aux travaux de **Korschelt** (*Ophryotrocha puerilis*) (95), de **Foot** (*Alollobophora*) (94), de **Mead** (*Chætopterus pergamentaceus*) (95,97), **Wilson** (*Nereis*),

1. Pendant l'impression de cet article, **Carnoy** (en collaboration avec **H. Lebrun**) a publié un nouveau travail sur la fécondation chez l'*Ascaris megalocephala* (*La cellule*, XIII, 1897, 1er fasc.); je me contente de reproduire ici les principales conclusions de ce mémoire, en me réservant de les critiquer plus tard. Selon **Carnoy**, le ou les centrosomes, fort nets pendant chaque cinèse, disparaissent entièrement à la fin de la division; il n'y a ni ovo- ni spermocentre, le prétendu spermocentre n'est qu'une sphère d'enchylème nucléo-albuminifère du corps spermatique, laquelle se dissout dans l'œuf: les corpuscules polaires du premier fuseau de segmentation ne sont autre chose que les nucléoles plasmatiques qui sortent de chacun des noyaux sexuels (au nombre d'un de chaque) au début de la division.

2. Tout dernièrement le même auteur a fait une communication à la Société anatomique allemande (*Anat. Anz. Ergänzungsheft* B. XIII, 1897, p. 92), sur la fécondation du *Thysanozoon*. Le pôle interne du second fuseau directeur montre une sphère attractive contenant un centrosome, qui se divise en donnant lieu à un fuseau central; le noyau spermatique est accompagné d'un aster contenant un centrosome, qui se dédouble en formant également un petit fuseau central. A un certain moment les spermocentres se rapprochent des ovocentres et il y a donc (en dehors du pronucléus femelle en repos et du pronucléus mâle en repos) quatre sphères attractives, dont deux centrosomes sont d'origine mâle et deux d'origine femelle. Les deux paires de centrosomes sont reliées entre elles par un fuseau cytoplasmique. **Van der Stricht** croit pouvoir conclure à l'existence du quadrille de Fol chez le *Thysanozoon*.

Sans vouloir mettre en doute le moins du monde l'exactitude des observations de **Van der Stricht**, ou les expliquer par un cas de polyspermie, je me contenterai de faire remarquer que ce savant n'a pu observer la conjugaison deux à deux de centrosomes d'origine diverse, ce qui constitue précisément l'essence du quadrille de Fol.

Griffin (*Thalassema*, Géphyrien) (voir **Wilson** 96,2) et de **Wheeler** (*Myzostoma*, Polychète aberrant) (95). **Korschelt**, qui n'a pas vu les véritables centrosomes, conclut à l'origine spermatique des pôles du premier fuseau de segmentation, et ses figures prouvent que ces pôles dérivent de la division de l'aster spermatique. **Wilson** et **Griffin** sont arrivés aux mêmes conclusions. L'aster et les centrosomes du pôle interne du second fuseau directeur dégénèrent et les pôles du premier fuseau de segmentation sont formés par la division de l'aster et du centrosome spermatique. Les recherches de **Foot** et plus particulièrement de **Mead** justifient la même conclusion. **Mead** a récemment (97) étudié la genèse du premier fuseau directeur et trouve qu'il se forme d'abord aux dépens de plus de deux asters, qui ne tardent pas à se fondre en deux, de manière à constituer un fuseau typique bipolaire. Il déduit de ses observations que le centrosome et l'aster peuvent être le résultat d'une modification du réticulum cytoplasmique. Selon Mlle **Foot**, les asters sont très apparents ainsi que les centrosomes aux pôles des fuseaux directeurs, mais l'aster et le centrosome du pôle interne du second fuseau directeur disparaissent pendant la formation du noyau ovulaire (pronucléus femelle). L'aster et le centrosome spermatique sont fort nets jusqu'au moment où le noyau spermatique se constitue par le gonflement de la tête du spermatozoïde, puis ils disparaissent également. Lorsque les deux noyaux (spermatique et ovulaire) ont atteint le maximum de leur développement et se conjuguent, on voit apparaître de nouveau deux asters avec centrosomes, qui formeront les pôles du premier fuseau de segmentation. Les conclusions de Mlle **Foot** sont assez singulières. De ce que différentes parties du cytoplasme ovulaire se colorent différemment par des teintures combinées, elle croit que ces parties représentent chaque fois une substance différente. Elle considère les centrosomes comme des centres mécaniques, l'expression plutôt que la cause de l'activité cellulaire. Cependant il n'est pas difficile d'interpréter ses observations. Mlle **Foot** n'aura pas pu suivre les centrosomes spermatiques jusqu'à la formation des pôles du premier fuseau de segmentation, parce que les centrosomes-

filles, issus de la division du centrosome spermatique, sont souvent forts petits, parce que le centrosome spermatique peut diminuer de taille jusqu'au moment de sa division, parce qu'enfin les centrosomes peuvent être entièrement nus, c'est-à-dire dépourvus de centroplasmes, d'asters et de fuseaux et qu'alors ils échappent facilement à l'observation. La colorabilité différente des diverses parties du cytoplasme et du karyoplasme s'explique facilement par la différence de densité de leur structure et selon qu'ils contiennent ou non des enclaves vitellines, des vacuoles ou des granulations [1]. **Wheeler**, dont les recherches ont porté sur l'œuf de *Myzostoma glabrum*, est arrivé à des résultats diamétralement opposés à ceux des auteurs que je viens de passer en revue. Il trouve auprès de la vésicule germinative deux centrosomes, qui formeront les pôles du premier fuseau directeur. Le centrosome dédoublé du pôle interne du second fuseau directeur reste auprès du noyau ovulaire (pronucléus femelle), et chacun de ces deux centrosomes forme un pôle du premier fuseau de segmentation. Le spermatozoïde qui pénètre dans l'œuf avant la formation du premier fuseau directeur est dépourvu de segment intermédiaire et ne montre, après sa pénétration et sa désagrégation, ni centrosome ni aster.

Les résultats de **Wheeler** sont donc en contradiction formelle avec ceux obtenus par tous les observateurs qui ont étudié la fécondation depuis 1895, ensuite presque tous les travaux modernes sur la spermatogenèse permettent d'affirmer que les centrosomes sont représentés dans le spermatozoïde mûr par le segment intermédiaire, ou contenus dans celui-ci. Il me semble que les observations de **Wheeler** présentent des lacunes, particulièrement entre la formation du premier et du second globule polaire ; de plus il est fort possible, comme l'ont fait remarquer **Kostanecki** et **Wierzejski**, que le centrosome spermatique (qui n'existerait pas d'après **Wheeler**) se divise d'une manière très précoce, s'écarte du noyau spermatique et se rapproche telle-

1. Les mêmes remarques s'appliquent à la théorie d'**Auerbach** sur la chromophilie opposée des noyaux mâles et femelles. J'ai essayé les colorations doubles d'**Auerbach** sur les noyaux conjugués de l'œuf fécondé d'*Ascaris megalocephala* et n'ai jamais constaté de différence dans leur coloration, quand les deux noyaux présentaient la même grandeur et la même structure.

ment du noyau ovulaire, que **Wheeler** l'a pris pour un ovocentre. Ces faits sont communs et ont été observés par les deux auteurs polonais chez la Physe, par **Meyer** et moi-même chez les Nématodes.

La fécondation chez les Arthropodes a été relativement peu étudiée. En dehors des travaux déjà mentionnés de **Henking** et de **Brauer** dont les conclusions sont favorables à l'origine spermatique des pôles du premier fuseau de segmentation, je citerai les recherches de **Rückert** (95) sur un Copépode (*Cyclops strenuus*) et les miennes (95) sur un Tardigrade (*Macrobiotus macronyx*). A mon avis, **Rückert** n'a pas vu les véritables centrosomes pendant la maturation et la fécondation de *Cyclops*, mais il prouve d'une manière péremptoire que le noyau ovulaire (pronucléus femelle) n'est pas accompagné d'un aster et que les pôles du premier fuseau de segmentation sont formés par la division de l'aster spermatique. Les centrosomes des fuseaux directeurs des Copépodes ont été vus depuis par **vom Rath** (95). Chez le *Macrobiotus* j'ai vu les centrosomes aux pôles du premier fuseau directeur, mais j'ai pu me convaincre que ceux du premier fuseau de segmentation proviennent du centrosome spermatique, qui est très net.

Les œufs de Mollusques sont des objets très favorables pour l'étude de la fécondation. **Kostanecki** et **Wierzejski** (96) ont analysé ces phénomènes avec beaucoup de soin chez la *Physa fontinalis* (Pulmoné d'eau douce). Les deux fuseaux directeurs montrent des centrosomes parfois dédoublés, cependant le noyau ovulaire (pronucléus femelle) n'est accompagné que d'un seul centrosome, entouré d'un aster, qui ne tarde pas à disparaître. Le spermatozoïde pénètre en entier dans l'œuf, comme chez l'*Arion* d'après **Platner** (89), et montre, déjà avant la formation du premier globule polaire, un centrosome à la place du segment intermédiaire. Ce centrosome se divise au moment où la tête du spermatozoïde se gonfle pour former le pronucléus mâle, tout en produisant un petit fuseau (dit central). Les deux centrosomes mâles avec leur fuseau s'éloignent souvent considérablement du noyau spermatique et forment les pôles du premier fuseau de segmentation. Lorsque les deux noyaux se

conjuguent, ils présentent un minimum de volume et grandissent dans la suite. **Crampton** (97) a publié une note sur la fécondation de l'œuf de *Doris* et de *Bulla*. Le noyau spermatique est précédé par un centrosome dédoublé, qui formera les pôles du premier fuseau de segmentation, mais il n'y a pas d'aster jusqu'au moment de la conjugaison de deux noyaux. Deux espèces d'Opisthobranches ont servi de sujets à **Mac Farland** (97) pour l'étude de la maturation et de la fécondation. Chez la *Diaulula sandigiensis* le premier fuseau directeur a des centrosomes très gros, au milieu de chacun desquels on trouve un petit corpuscule, qui se divise en formant dans le centrosome-mère (du pôle interne), devenu elliptique, un petit fuseau central qui sera le second fuseau directeur. Chez la *Pleurophillidia* le second fuseau directeur possède des centrosomes très nets. Le centrosome interne de ce fuseau dégénère et disparaît entièrement, tandis qu'un aster avec centrosome apparaît auprès du noyau spermatique et se divise avec le centrosome pour s'écarter considérablement du noyau spermatique. Les centrosomes-filles spermatiques s'écartent aussi beaucoup l'un de l'autre avec leurs asters respectifs, sans former de fuseau central, et disparaissent pour l'observateur pendant la conjugaison des noyaux germinaux. Plus tard on voit apparaître deux centrosomes entourés chacun d'un aster et ils se rapprochent l'un de l'autre pour former un fuseau central, qui sera le premier fuseau de segmentation. **Mac Farland** juge fort probable que ces nouveaux centrosomes sont les centrosomes spermatiques redevenus distincts avec leurs asters [1].

Les Tuniciers ont été étudiés par **Hill** (95) (*Phallusia mammilata*) et par **Castle** (96) (*Ciona intestinalis*). **Hill** a vu aux pôles du premier fuseau directeur un corps particulier qu'il appelle « pseudocentrosome », probablement parce qu'il n'est pas entouré d'un aster. Je ne vois pas ce qui nous empêcherait de le considérer comme un véritable corpuscule polaire. L'extrémité postérieure du segment intermédiaire du spermatozoïde (après

1. Je dois faire remarquer ici les ressemblances frappantes entre les observations de **Mac Farland** sur la *Diaulula* et celles de **Vejdovsky** sur le *Rhynchelmis*, attendu que l'auteur américain ne les signale pas lui-même.

pénétration) présente un corpuscule se colorant plus fortement et qui selon **Hill** serait peut-être un centrosome. Il se forme un aster autour de ce corpuscule, celui-ci se dédouble et le dédoublement est suivi par la division de l'aster spermatique. Pendant la conjugaison des noyaux germinaux, les deux asters spermatiques forment les pôles du premier fuseau de segmentation et les centrosomes invisibles pendant ce temps redeviennent très nets. Les observations de **Castle** ne concordent pas absolument avec celles de **Hill. Castle** n'a pas vu les véritables centrosomes, probablement par suite de grossissements insuffisants. Les deux fuseaux de maturation montrent des asters très nets. Le noyau ovulaire (pronucléus femelle) en voie de formation est accompagné d'un aster qui ne tarde pas à disparaître, tandis qu'un aster très considérable, situé près du noyau spermatique, se divise en deux asters, occupant les pôles du noyau spermatique allongé. Les deux noyaux spermatiques et ovulaires se rapprochent, se conjuguent, et les pôles du premier fuseau de segmentation sont formés par les asters-filles spermatiques.

Deux auteurs se sont occupés de la fécondation de l'œuf d'*Amphioxus*. Selon **Sobotta** (96) le fuseau directeur (probablement le second) ne montre pas d'aster, tandis que le premier fuseau de segmentation en possède; il n'apporte aucune observation pour résoudre la question de l'origine des pôles du premier fuseau de segmentation [1]. **Van der Stricht** (96) a trouvé deux globules polaires chez l'*Amphioxus*, mais n'a pu étudier le premier fuseau directeur. Le second fuseau directeur montre des asters très nets. Le noyau ovulaire (pronucléus femelle) est accompagné d'un ou de deux asters, il en est de même pour le noyau spermatique. **Van der Stricht** croit que les pôles du premier fuseau de segmentation dérivent de la fusion des centres spermatiques et ovulaires, mais ne voudrait pas trancher la question. Il n'a pas vu de centrosomes.

1. Dans un travail tout récent (*Arch. f. mikrosc. Anat.*, 1897. L, p. 15-71, 3 pl.), **Sobotta** décrit l'origine spermatique des pôles du premier fuseau de segmentation chez l'Amphioxus et conclut que **Van der Stricht** a été induit en erreur par la polyspermie très fréquente dans la fécondation artificielle. Les vues de **Sobotta** sur la nature du corpuscule central coïncident avec celles de **Boveri** sur l'Oursin, et il me semble que **Sobotta** n'a pas vu les véritables centrosomes dans la plupart des stades figurés par lui.

Nous ne possédons que relativement peu de travaux sur les phénomènes intimes de la fécondation des Vertébrés. Rückert (91) décrit quelques stades de la fécondation des Sélaciens et conclut en 1896 (dans son travail sur le *Cyclops*) que le centrosome est d'origine spermatique. Boehm (88) décrit un aster avec un corpuscule central près du noyau spermatique de l'œuf fécondé de *Petromyzon Planeri*, qui fort probablement se divise pour former les pôles du premier fuseau de segmentation. La Truite a été étudiée par Boehm (91) et par Blanc (94). D'après Boehm, dont les figures sont très démonstratives, les pôles du premier fuseau de segmentation dérivent de la division de l'aster spermatique. Blanc décrit un quadrille des centres, mais ses figures ne parlent guère en faveur de ses conclusions. Il serait désirable que l'on reprît l'étude de la Truite, dont les œufs sont certainement un objet des plus favorables.

La fécondation chez l'Axolotl a été fort bien analysée par Fick (93), qui conclut à l'origine spermatique des pôles du premier fuseau de segmentation. Fick n'a pas réussi à voir les centrosomes, mais ses observations sur l'origine des asters ne laissent point de doute; de plus, elles ont été récemment confirmées pour l'œuf de Triton par Michaelis (96), qui lui non plus n'a pu trouver de centrosomes, ni aux pôles des fuseaux directeurs, ni aux pôles du premier fuseau de segmentation, bien qu'il se soit servi des méthodes les plus nouvelles pour la coloration des corpuscules centraux.

Je crois qu'il faut attribuer cet insuccès à l'insuffisance des grossissements employés par Michaelis.

Je ne connais sur la fécondation des Reptiles que les mémoires d'Oppel (92) et de Todaro (91). Celui d'Oppel ne nous renseigne aucunement sur l'origine des pôles du premier fuseau de segmentation. Todaro décrit chez le *Seps chalcides* des asters spermatiques dans des cas de polyspermie.

Enfin Sobotta a étudié avec beaucoup de soin la maturation et la fécondation de l'œuf de la Souris. Il a trouvé un centrosome sans aster auprès de la tête du spermatozoïde (après la pénétration), dans une aréole hyaline entourant le noyau. Entre les noyaux conjugués il y a d'abord un seul centrosome,

entouré d'un aster. Le centrosome se divise et l'on voit un petit fuseau achromatique entre les centrosomes-filles qui forment les pôles du premier fuseau de segmentation. **Sobotta** conclut que l'œuf mûr ne contient pas de centrosome, car il n'en a pas trouvé aux pôles des fuseaux directeurs, et que les pôles du premier fuseau de segmentation sont fournis par le centre spermatique.

Comparons maintenant les conclusions que l'on peut tirer des nombreux mémoires que je viens d'analyser brièvement. Une majorité écrasante de témoignages est en faveur de l'origine spermatique des pôles et des centres du premier fuseau de segmentation. Nous pouvons donc considérer la théorie de **Fol** comme définitivement écartée pour les Métazoaires. Seul le mémoire de **Wheeler** est en faveur de l'origine ovulaire des pôles et des corpuscules centraux du premier fuseau de segmentation; mais je crois pouvoir négliger son opinion pour les raisons déjà exposées. Cependant il ne faudrait pas considérer l'œuf mûr comme privé de centrosome, puisque la vésicule germinative, les deux fuseaux directeurs et quelquefois le noyau ovulaire (pronucléus femelle) peuvent en montrer avec ou sans asters. Les observations de **R. Hertwig** sur les œufs d'Échinoderme non fécondés prouvent que l'ovocentre de l'œuf mûr est capable de provoquer la division du noyau ovulaire, la division de la plaque nucléaire de ce fuseau et même d'ébaucher la première division de l'œuf même. **Brauer** (93) a vu des corpuscules centraux entourés d'asters aux pôles du premier fuseau de segmentation de l'œuf de l'*Artemia salina*, mais n'a trouvé ni asters ni centrosomes aux pôles du ou des fuseaux directeurs [1]. Faut-il en conclure que les corpuscules centraux du fuseau de segmentation sont formés à neuf? Je crois que non, d'abord parce que les fuseaux directeurs montrent souvent des centrosomes fort nets, puis parce qu'il est très possible que ceux d'*Artemia* ne soient pas sphériques, mais aplatis, et qu'ils aient

1. J'ai commencé à étudier avec mon ami **R. Lauterborn** le développement de l'œuf parthénogénésique des Rotifères et nous avons trouvé chez l'*Asplanchna Brightwellii* un centrosome très net au pôle interne du fuseau directeur (unique).

échappé à Brauer. Je considère donc comme très probable que dans la fécondation des Métazoaires l'ovocentre est remplacé par le spermocentre et dégénère ensuite. Je rappellerai ici que les frères Hertwig ont montré (90) que l'on peut expérimentalement empêcher la conjugaison des noyaux germinaux (pronucléi) des œufs d'Oursins et que chaque noyau peut entrer pour lui seul dans les prophases de la division.

Jusqu'à présent je n'ai considéré que la fécondation chez les Métazoaires et il me reste à faire quelques remarques sur celle des Protozoaires et des végétaux. Les phénomènes de la fécondation chez les Protozoaires sont encore assez mal connus, si l'on excepte les Infusoires. Bütschli (91) et R. Hertwig (92), ainsi que plusieurs autres auteurs, ont comparé le micronucléus des Infusoires au corpuscule central (centrosome), le macronucléus au noyau de la cellule. Si cette comparaison est juste, le corpuscule central des Infusoires serait fourni à moitié par chacun des gamètes dans la conjugaison. Il se pourrait qu'il en fût de même dans la conjugaison ou la copulation des Protozoaires présentant des centrosomes typiques : *Noctiluca* selon Ishikawa (91-94) et Calkins (voir Wilson 96-2), et les Héliozoaires suivant Schaudinn (96). Malheureusement Ishikawa et Calkins ne nous renseignent pas sur le rôle des centrosomes pendant la conjugaison et Schaudinn ne les a pas vus pendant la conjugaison. Espérons que de nouvelles recherches éclairciront cette importante question, car il est à prévoir que l'étude des Protozoaires, bien plus que celle des Métazoaires, pourra nous éclairer sur la véritable signification et l'origine du corpuscule central.

Nous ne savons que fort peu de chose sur le rôle des centrosomes dans la fécondation des végétaux. Guignard (91), il est vrai, a décrit chez les Phanérogames des phénomènes analogues au quadrille des centres de Fol, mais ses recherches demandent à être reprises ou contrôlées, maintenant qu'on a toute raison pour rejeter la théorie de Fol pour les animaux. Tout récemment Strasburger (97) s'est occupé de la fécondation de *Fucus*. Il note qu'il n'y a pas d'aster spermatique; que, si le centrosome spermatique existe, il doit être très petit et a donc pu lui

échapper. Comme le noyau spermatique reste longtemps reconnaissable après sa fusion avec le noyau ovulaire et que les centrosomes apparaissent auprès de la partie spermatique du premier noyau de segmentation, il en déduit avec quelque vraisemblance l'origine spermatique des centres et des pôles du premier fuseau de division. La fécondation des végétaux est donc encore moins connue que celle des Protozoaires, au point de vue des corpuscules centraux, et il serait fort à désirer qu'on l'étudiât chez un grand nombre d'espèces appartenant aux parties les plus diverses du règne, car il est très probable que les plantes fourniront une foule de faits intéressants et nouveaux, de nature à expliquer bien des points restés obscurs jusqu'à présent.

Heidelberg, le 28 mai 1897.

Bibliographie.

Auerbach, L. — Organologische Studien. II, Breslau, 1874.

Beneden, E. van. — Recherches sur les Dicyémides. Bruxelles, 1876.

— Recherches sur la maturation de l'œuf. la fécondation et la division cellulaire. *Archives de Biologie*, IV, 1883.

— et Neyt. — Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, XIV, 1887.

Blanc, H. — Étude sur la fécondation de l'œuf de la Truite. *Ber. naturforsch. Ges. zu Freiburg i. B.* VIII, 1894.

Boehm, A. — Ueber Reifung und Befruchtung des Eies von *Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat.*, XXXII, 1888.

— Die Befruchtung des Forelleneies. *Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München*, VII, 1891.

Boveri, H. — Die Bildung der Richtungskörper bei *Ascaris megalocephala* u. *A. lumbricoides*, 1887.

— Die Befruchtung und Theilung des Eies von *Ascaris megalocephala*, 1888.

— Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und der Befruchtung. *Jena. Zeitschr. f. Naturwiss.*, 1890.

— Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Sesigeleies, etc. *Verhandl. phys. med. Ges. Würzburg*, XXIX, 1895.

Brauer, A. — Ueber das Ei von *Branchipus Grubii*. Berlin, 1892.

— Zur Kenntniss der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von *Artemia salina*. *Arch. f. mikr. Anat.*, XLVIII, 1893.

Bütschli, O. — Beiträge zur Kenntniss der freilebenden Nematoden. *Nov. Act. Ces. Leop. C.*, XXXVI, 1873.

— Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. *Abh. d. Senkenb. naturf. Ges.*, 1876.

— Uber die sogenannten Centralkörper der Zellen und ihre Bedeutung. *Verhandl. Naturhist. med. Ver. Heidelberg*, 1891.

Carnoy, J.-B. — La vésicule germinative, etc. chez l'*Ascaris megalocephala. La Cellule*, II, 1886.

— La segmentation chez les Nématodes. *La Cellule*, III, 1886.

Castle, B. — The early embryology of *Ciona intestinalis* Flemming. *Bull. Mus. Comp. zool. Harvard Coll.*, XXVII, 1896.

Conklin, E.-G. — The fertilisation of the ovum. *Biol. Lect. Mar. Biol. Lab. Wood's Holl Boston*, 1894.
Crampton, H.-E. — Observations on the fertilisation in Gasteropods. *New York Acad. of sciences*, janvier, II, 1897.
Erlanger, R. v. — Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden. *Biol. Centralbl.*, XV, 1895.
— Uber die Befruchtung und ersten Theilungen des Eies von *Asc. meg*., etc. *Verh. d. deutsch. zool. Ges.*, 1896.
— Beiträge zur Kenntniss der Structur des Protoplasmas. der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms. *Arch. f. mikr. Anat.*, IX. 1897.
— Beobachtungen über die Befruchtung und ersten zwei Theilungen an den lebenden Eiern kleiner Nematoden. *Biol. Centralbl.*, XVII, 1897.
Fick, R. — Ueber Reifung und Befruchtung des Axolotleies. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, LXI, 1893.
Field, G. W. — On the Morphology and Physiology of the Echinoderm Spermatozoon. *Journ. Morph.*, XI, 1895.
Fol, H. — Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie. *Mém. de la Soc. phys. et hist. nat. Genève*, XXVI, 1879.
— Die Centrenquadrille. *Anat. Anz.*, VI, 1891.
Foot, K. — Preliminary Note on the Maturation and Fertilization of *Allolobophora*. *Journ. Morph.*, IX. 1894.
— The origin of the cleavage Centrosomes. *Journ. Morph.*, XII, 1897.
Guignard, L. — Nouvelles études sur la fécondation. *Ann. sc. nat. Bot.*, XIV, 1891.
Haecker, V. — Uber den heutigen Stand der Centrosomenfrage. *Verh. deutsch. zool. Ges.*, 1894.
Henneguy, F. — Leçons sur la cellule. Paris, 1896.
Herla, V. — Étude des variations de la mitose chez l'Ascaride mégalocéphale. *Arch. Biol.*, XIII, 1895.
Hertwig, O. — Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. *Morph. Jahrb.*, I, III, IV, 1875-77-78.
— Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jena, 1890.
— Die Zelle und die Gewebe. Jena, 1892.
Hertwig, O. u. R. — Ueber den Befruchtungs-und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena. 1890.
Hertwig, R. — Ueber Befruchtung und Conjugation. *Verh. deutsch. zool. Ges. Berlin*, 1892.
— Uber Centrosoma und Centralspindel. *Sitzber. Ges. Morph. Phys. München*, 1895.
— Uber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. *Festschrift f. Gegenbaur*, 1896.
Hill, M. D. — Notes on the Fecundation of the Egg of *Sphærechinus granularis* and on the Maturation and Fertilization of the egg of *Phallusia mammilata*, 1895.
Ishikawa, C. — Vorläufige Mittheilungen über die Conjugationserscheinungen bei den Noctilucen. *Zool. Anz.*, 1891.
— Studies on reproductive Elements II. *Noctiluca miliaris* Sur., its Division and Spore-formation. *Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan*, VI, 1894.
Julin, J. — Structure et développement des glandes sexuelles, ovogenèse, spermatogenèse et fécondation chez *Styelopsis grossularia*. *Bull. sc. de la France et de la Belgique*, XXIV, 1893.
Klinkowström, A. v. — Beiträge fur Kenntniss der Eireifung und Befruchtung bei *Prosthecerxus vittatus*. *Arch. f. mikr. Anat.*, XLVIII, 1897.
Korschelt, E. — Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, LX. 1895.
Kostanecki, K. — Untersuchungen an befruchteten Echinodermeneiern. Krakau, 1895.
— Uber die Gestalt der Centrosomen im befruchteten Seeigelei. *Anat. Hefte*, 1896.
Kostanecki, K. u. Siedlecki, M. — Ueber das Verhältnis der Centrosomen zum Protoplasma. *Arch. f. mikr. Anat.*, XLVIII, 1896.
Kostanecki, K. u. Wierzejski. — Ueber das Verhalten der sog. achromatischen

Substanzen im befruchteten Ei nach Beobachtungen an *Physa fontinalis*. *Arch. f. mikr. Anat.*, XLVII, 1896.
Loewenthal, N. — Die Befruchtung, Reifung und Theilung des Eies von *Oxyuris ambigua*. *Internat. Monatschr. f. Anat. u. Phys.*, VII, 1890.
Mac Farland, F. M. — Celluläre Studien an Molluskeneiern. *Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Phys.*, 1897.
Mark, E. L. — Maturation, Fecundation and Segmentation of *Limax campestris* Binney. *Bullet. Mus. Comp. Zool. Harvard.*, VI, 1881.
Mead, A. D. — Some observations on Maturation and Fecundation in *Chætopterus pergamentaceus* Cuv. *Journ. Morph.*, X, 1895.
— The origin of egg centrosomes. *Journ. Morph.* XII,, 1897.
Meyer, O. — Celluläre Untersuchungen an Nematodeneiern. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, XXXIX (XXII). 1895.
Michaelis, L. — Die Befruchtung des Tritoneies. *Arch. f. mikr. Anat.*, XLVIII, 1896.
Nussbaum, M. — Ueber die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung. *Arch. f. mikr. Anat.*, XXIII, 1884.
Oppel, A. — Die Befruchtung des Reptilieneies. *Arch. f. mikr. Anat.*, XXXIX, 1892.
Platner, G. — Ueber die Befruchtung von *Arion empiricorum*. *Arch. f. mikr. Anat.*. XXVII, 1886.
— Die Bildung der ersten Richtungsspindel im Ei von *Aulastomum gulo*. *Arch. f. mikr. Anat.*, XXXIII, 1889.
vom Rath, O. — Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduction in der Samen- und Eireife. *Arch. f. mikr. Anat.*, XLVI, 1895.
— Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra*, etc. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, LX, 1893.
Reinke, F. — Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen. *Sitzber. Akad. Wiss. Berlin*, 1895.
Rückert, J. — Zur Befruchtung von *Cyclops strenuus*. *Anat. Anz.*, X, 1895.
Sala, L. — Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eies bei *Ascaris megalocephala*. *Arch. f. mikr. Anat.*, XLIV, 1895.
Schaudinn, F. — Ueber die Copulation von *Actinophrys sol* Ehrbg. *Sitzber. Akad. Wiss. Berlin*, 1896.
— Uber das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. *Verh. deutsch. zoolog. Ges.*, 1896.
Sobotta, J. — Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. *Arch. f. mikr. Anat.*, XLV, 1893.
— Die Befruchtung und Furchung des Eies von *Amphioxus lanceolatus*. *Anat. Anz.*, XI, 1896.
Stauffacher, H. — Eibildung und Furchung bei *Cyclas cornea*. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, XXVII, 1893.
Strasburger, E., etc. — Cytologische Studien. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, XXX, 1897.
Stricht, O. (van der). — Origine des parties constituantes de la figure achromatique dans l'œuf de *Thysanozoon Brochii*. *Verh. d. Anat. Ges.*, 1894.
— La maturation et la fécondation de l'œuf d'Amphioxus. *Arch. de Biol.*, XIV, 1896.
Todaro, F. — Sulla struttura, la maturazione, la fecondazione dell'ovo della *Seps chalcides*. *Atti. Accad. Lincei*, VII, 1891.
Vejdovsky, F. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, Reifung, Befruchtung und erste Furchungsvorgänge des Rhynchelmiseies. Prag., 1888.
— Bemerkungen zur Mittheilung H. Fols. *Anat. Anz.*, 1891.
Vialleton, M.-L. — Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche. Thèse. 1888.
Wheeler, W. M. — The behaviour of the centrosomes in the fertilized egg of *Myzostoma glabrum*. *Journ. Morph.*, X, 1895,
Wilson, E. B. — Archoplasm, Centrosom and Chromatin in the Sea-Urchin Egg. *Journ. Morph.*, XI, 1895.
— The cell in development and inheritance. London, 1896.
Wilson, E.-B. and Mathews., A.-P. — Maturation, Fertilisation and Polarity in the Echinoderm Egg, etc. *Journ. Morph.*, X, 1895.
Zoja, R. — Stato attuale degli studi sulla fecondazione. *Boll. scient.*, 1897.

NOTES CYTOLOGIQUES

Par A. PRENANT
Professeur à la Faculté de médecine de Nancy.

PLANCHE XV-A

III

CRISTALLOÏDES INTRANUCLÉAIRES DES CELLULES NERVEUSES SYMPATHIQUES CHEZ LES MAMMIFÈRES

Si les cristalloïdes intranucléaires sont à présent bien connus dans les tissus des végétaux, il n'en est pas de même pour les tissus animaux. **Kölliker** a signalé l'existence de cristalloïdes dans la vésicule germinative des Poissons [1]. **Carnoy** représente dans le noyau d'une cellule salivaire de *Nepa cinerea* un volumineux cristalloïde de figure losangique [2]. **Lenhossek** vient de décrire incidemment des formations cristalloïdiennes dans le noyau des cellules des ganglions sympathiques chez le Hérisson [3] et s'exprime à leur sujet de la façon suivante : « En examinant les cellules nerveuses d'un ganglion du cordon sympathique du Hérisson, je vis que dans les noyaux de beaucoup de cellules se trouvait un corps bacilliforme, qui, par l'hématoxyline ferrique, se montre coloré en noir (pl. I., fig. 15-17). A première vue on peut rejeter l'idée qu'il s'agirait de plissements de la membrane nucléaire, comme il s'en présente assez souvent ; ici

1. KÖLLIKER. *Verhandl. d. phys.-med. Ges. Würzburg*, Bd VIII, et *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*, Leipzig, 1889, Bd 1, p. 24.
2. CARNOY, Biologie cellulaire, 1884. fig. 111.
3. LENHOSSEK, Beiträge zur Kenntniss der Zwischenzellen des Hodens. *Arch. für Anat. u. Phys.*, *Anat. Abth.*, 1897.

se voient des bâtonnets droits, souvent légèrement incurvés, délicats, allongés. Jamais je n'ai pu en trouver deux dans un même noyau. Le bâtonnet cristalloïdien ne se présente pas absolument dans tous les noyaux ; en tout cas, chaque coupe offre un grand nombre de cellules montrant cette enclave nucléaire.

« Il est certes extrêmement remarquable que de tels cristalloïdes nucléaires ne se présentent juste que dans une espèce de cellules nerveuses et juste que chez le Hérisson ; je n'ai tout au moins jamais rien vu de semblable dans mes recherches, que je peux qualifier d'étendues, sur la structure des cellules nerveuses, et de plus, autant que je le sais, il n'existe pas d'observation analogue venant d'ailleurs. Il est vrai que récemment **Ronco-roni** (Su un nuovo reperto nel nucleo delle cellule nervose, *Arch. di psichiatria*, vol. XVI, cité dans *Neurol. Centralblatt*, 1896, Jahrg. XV, p. 17) a trouvé dans le noyau des cellules nerveuses centrales, particulièrement dans celui des cellules de la moelle épinière et des cellules pyramidales de moyenne taille une chose remarquable, savoir une ligne nette, qui va d'un pôle à l'autre du noyau, droite ou souvent aussi incurvée, ou partagée en deux ou trois. Mais, comme je le trouve avec **Lugaro** (Su di un presunto nuovo reperto nel nucleo delle cellule nervose, *Rivista di patologia nervosa e mentale*, 1896, vol. I, p. 149) par l'ensemble de la description, il n'y a ici en aucune façon de corps cristalloïde, mais ou bien un plissement de la membrane nucléaire, ou bien un amas périphérique de chromatine. »

Dans l'hiver de 1896, examinant des préparations du ganglion cervical supérieur du sympathique du Hérisson, j'avais observé des formations identiques aux cristalloïdes bacilliformes décrits par **Lenhossek**, et je les montrai à cause de leur singularité aux étudiants qui fréquentaient le laboratoire ainsi qu'à plusieurs autres personnes, négligeant cependant de publier cette observation qui était isolée.

Ma curiosité se trouva éveillée, à l'apparition du mémoire de **Lenhossek**, par la coïncidence de ses résultats et des miens. Plus encore que **Lenhossek**, je pus trouver singulier et digne

de remarque que les cellules sympathiques du Hérisson fussent les seules qui, parmi tant d'autres examinées, eussent montré les bâtonnets cristalloïdes en question. Aussi ai-je fait de nouvelles préparations de cellules ganglionnaires sympathiques chez le Hérisson et quelques autres Mammifères, dans le but d'y retrouver les formations énigmatiques en question.

Mes recherches ont porté sur les ganglions cervical supérieur, premier thoracique et ganglions suivants de la chaîne de trois Hérissons, sur ceux du Lapin, du Chien et du Chat nouveau-nés, sur le ganglion supérieur de l'Homme. Ces matériaux ont été pris dans le courant des mois d'avril et de mai. Les pièces, fixées par le liquide de Flemming ou par le sublimé, ont été colorées de diverses manières : par le procédé de Flemming, par la méthode de Benda (safranine et vert lumière), par l'hématoxyline ferrique d'Heidenhain, ou par l'hématoxyline-éosine, ou enfin par le bleu de toluidine-éosine.

Chez les trois Hérissons examinés j'ai rencontré constamment des cristalloïdes intranucléaires, en quantité variable suivant les individus et suivant les ganglions. Sur les préparations fixées par le liquide de Flemming, ces formations sont incomparablement plus évidentes que sur les coupes provenant de pièces traitées par le sublimé.

Au premier abord, j'avais cru que les bâtonnets cristalloïdes se présentaient toujours sous la forme que leur a reconnue **Lenhossek** et qu'il leur a donnée dans ses figures. Mais je ne tardai pas à m'apercevoir que l'aspect de ces formations est au contraire extrêmement variable. Souvent les cristalloïdes se présentent tels que les a dessinés **Lenhossek**, comme des bâtonnets rectilignes ou légèrement flexueux, ténus, fort longs, fortement colorés par le réactif employé. **Lenhossek** ayant donné des images très fidèles de cet état, je ne crois pas nécessaire de reproduire ici un dessin pour le montrer.

Cet état étant pris comme type et représentant pour ainsi dire la forme parfaite du bâtonnet cristalloïde, il en est beaucoup d'autres qui se rattachent au premier par toutes sortes d'intermédiaires. D'abord le cristalloïde, au lieu d'être long et mince, peut être court et épais, sans qu'on puisse attribuer cet

aspect à ce qu'on n'aurait sous les yeux qu'un tronçon de cristalloïde séparé du reste par le rasoir (fig. 1); car on peut observer cette forme sur des coupes que j'avais faites exprès assez épaisses pour obtenir le cristalloïde entier. D'autres fois, il est extrèmement fin et flexueux (par ex. fig. 3); à cause de sa minceur et aussi de sa très faible coloration il peut devenir alors difficile à voir (fig. 6 et 9). Assez souvent on le trouve incurvé, à angle droit ou même aigu. Des formes très spéciales s'observent souvent, par exemple dans la figure 2; le corps en question a la forme d'une cheville un peu courbée.

La coloration de ce corps est sujette aux plus grandes variations. Tandis qu'on le trouve dans certaines cellules coloré en noir par l'hématoxyline ferrique ou assez vivement en rose par la safranine (fig. 1), il se montre dans des cellules voisines à peine teinté en rose par la safranine ou en gris par le procédé au fer et un peu coloré par le réactif qu'on a fait agir subséquemment, l'éosine, le vert-lumière par exemple (fig. 3, 4, 7, 9). Ces différences tiennent donc, puisqu'elles s'observent dans des régions très limitées, non pas à des inégalités dans la coloration de la préparation, mais à des qualités de réceptivité variables des cristalloïdes pour les matières colorantes. Je n'ai pas pu déterminer d'ailleurs les conditions de la coloration plus ou moins grande du bâtonnet; en général, en tenant compte, bien entendu de la teinte plus foncée que le bâtonnet peut devoir à son épaisseur plus grande, il m'a semblé que les cristalloïdes plus épais se coloraient plus fortement, comme si leur épaisseur donnait la mesure de leur perfection, jugée ellemême par leur électivité pour les matières colorantes.

La fréquence des cristalloïdes intranucléaires paraît assez grande; beaucoup plus grande certainement qu'on ne le croit à un examen superficiel et en ne comptant que les cristalloïdes parfaits se détachant bien sur le reste du noyau. Si, en effet, on prend en considération que dans quelques cellules les bâtonnets très ténus, très faiblement colorés, sont à peine perceptibles, on pourra en inférer que bon nombre d'entre eux doivent échapper à l'observation, et que, par conséquent, leur fréquence est plus grande que l'observation ne le montre. D'ailleurs,

même sur des coupes d'une assez grande épaisseur, les noyaux des cellules sympathiques du Hérisson, qui sont volumineux comme les cellules qui les logent, peuvent être sectionnés en deux ou trois tranches, dans l'une desquelles seulement se trouvera le cristalloïde : ce qui diminue encore le pourcentage des noyaux privés de bâtonnets cristalloïdiens. Pour ces raisons je crois donc que cette formation est extrêmement fréquente, sinon même constante, sous une forme plus ou moins parfaite, dans les cellules sympathiques du Hérisson.

Il n'y a habituellement qu'un seul bâtonnet dans le noyau; quelquefois cependant on en observe deux (par exemple fig. 5 et 8).

Le bâtonnet cristalloïde est strictement nucléaire; il ne dépasse pas le noyau. C'est ce que montre la figure 12; le bâtonnet paraît s'être allongé dans toute la mesure du possible, à l'intérieur du noyau, dont il ne dépasse pas la limite et dont il mesure à peu près le diamètre.

Enfin les rapports des formations en bâtonnet avec le reste des parties structurées du noyau sont intéressants à connaître et permettent de faire sur la genèse de ces formations une hypothèse qui paraîtra peut-être acceptable. Si, dans beaucoup de cellules, les bâtonnets ne présentent aucun rapport déterminé avec la charpente du noyau, s'ils se montrent tels que les a figurés **Lenhossek**, il n'en est pas de même dans d'autres cas. Il se trouve fréquemment que les bâtonnets sont situés dans une vacuole plus ou moins spacieuse, qui peut être très bien délimitée (fig. 4, 7, 8, 9, 10, 11). La forme de cette vacuole est en général elliptique, et le grand axe de l'ellipse est habituellement parcouru par le bâtonnet, qui est un peu plus court que cet axe (fig. 11). Le plus souvent le bâtonnet est libre à l'une de ses extrémités et se perd en s'atténuant de plus en plus et se contournant parfois dans la vacuole (fig. 7 et 9). L'autre extrémité m'a paru fréquemment attachée sur la ligne limitante de la vacuole (fig. 7 et 6); comme celle-ci n'est manifestement qu'une dépendance de la charpente du noyau, avec laquelle d'ailleurs elle se continue, il en résulte que le bâtonnet est, par son intermédiaire, en continuité avec cette charpente même. Dans cer-

taines cellules cette continuité était très évidente. Il est digne de remarque que les bâtonnets intravacuolaires, et spécialement ceux qui, par leurs extrémités, sont en connexion avec les trabécules du noyau, se distinguent en général par leur ténuité, par leur peu de coloration ou leur coloration non élective, par leur trajet irrégulier, brisé, ou contourné, des bâtonnets plongés directement dans la substance du noyau, qui sont plus épais, colorables fortement et électivement, rectilignes, qui, en un mot, offrent des caractères de cristalloïdes plus parfaits.

J'émets donc l'hypothèse suivante sur la genèse des bâtonnets cristalloïdiens. Ce seraient des parties de la charpente nucléaire qui, par suite de l'exsudation d'un suc se déposant dans une vacuole, perdraient leurs connexions avec le reste des parties structurées du noyau, s'isoleraient, et, dans les conditions nouvelles de milieu où ils se trouvent, se différencieraient en bâtonnets cristalloïdiens. Comment, de ce bâtonnet inclus dans une vacuole, on passerait à celui qui est situé dans la substance même du noyau, c'est ce que je ne peux déterminer.

Il m'est naturellement venu à l'idée que les vacuoles au sein desquelles siège le bâtonnet en voie de formation pourraient n'être que des productions artificielles. Cependant je dois écarter cette interprétation. Les noyaux à vacuoles se trouvent en effet tout à côté de noyaux non vacuolisés. Il s'observent aussi bien dans les parties superficielles (soumises directement à l'action de l'acide osmique) que dans les parties profondes du ganglion, un peu plus abondamment cependant dans ces dernières.

En terminant, je ferai observer que, bien que les images obtenues soient essentiellement différentes, mes observations sur les cristalloïdes intranucléaires des cellules nerveuses du Hérisson se rapprochent sur un point de celles que j'ai faites sur les cristalloïdes de la glandule thymique du Caméléon et que j'ai publiées dans le premier numéro de ces *Archives*. Ici comme là, la forme cristalloïde est dérivée d'une forme organisée de la substance vivante. Là, c'étaient des cellules dont les produits de dégénérescence se concentrent, se modifient chimiquement et finissent par cristalliser. Ici, ce sont des parties du noyau qui subissent une modification spéciale et deviennent des

bâtonnets d'apparence cristalloïde. Je ne veux pas chercher d'autres points de comparaison entre les deux faits, si éloignés l'un de l'autre à tous les autres égards.

J'ai dit que j'avais examiné en outre un assez grand nombre de préparations de cellules nerveuses sympathiques de divers ganglions de l'Homme, du Chien, du Chat, du Lapin. Cet examen m'a donné des résultats absolument négatifs au sujet des bâtonnets cristalloïdiens. Il est très singulier que les cellules du Hérisson aient seules le privilège de montrer ces formations, Peut-être faut-il expliquer cette singularité en admettant que la production des bâtonnets est en rapport avec l'accumulation des réserves due à l'hibernation chez le Hérisson. Il serait intéressant d'examiner à ce sujet d'autres animaux hibernants.

Explication de la planche XV-A.

Toutes les figures représentent les noyaux de cellules nerveuses du sympathique du Hérisson : 1 et 3 proviennent du ganglion cervical supérieur; les autres des ganglions de la chaîne thoracique. Toutes sont prises dans des pièces traitées par le liquide de Flemming et colorées par la méthode au fer de Heidenhain, excepté 1 et 9 qui ont été colorées par le procédé de Benda (safranine, vert lumière). Grossissement 750 diam.

Fig. 1. — Gros bâtonnet cristalloïde, fortement coloré, situé dans la masse nucléaire même. Périphérie du ganglion.

Fig. 2. — Cristalloïde en forme de cheville recourbée, situé dans une vacuole du rayon. A la périphérie du ganglion.

Fig. 3. — Bâtonnet filiforme, très faiblement coloré, incurvé; à l'une de ses extrémités un petit épaississement plus fortement coloré situé dans un espace clair. Périphérie du ganglion.

Fig. 4. — Bâtonnet très ténu, en ligne brisée, de très faible coloration, situé dans une vacuole allongée. A la périphérie de la coupe.

Fig. 5. — A la périphérie du ganglion, deux cristalloïdes ou tronçons de cristalloïdes, chacun dans une vacuole.

Fig. 6. — Bâtonnet très ténu et très faiblement coloré, se distinguant à peine du plasma nucléaire. Région périphérique du ganglion.

Fig. 7. — Un bâtonnet, à trajet irrégulier, situé dans un vaste espace clair, attaché par une de ses extrémités sur la paroi de l'espace et paraissant se continuer à cet endroit avec la charpente nucléaire. Au centre du ganglion.

Fig. 8. — Deux bâtonnets dans un espace vacuolaire, l'un continu avec la charpente du noyau. Au centre d'un ganglion.

Fig. 9. — Bâtonnet très ténu, très faiblement coloré, curviligne, plongé dans une vacuole, à la paroi de laquelle il s'attache par une extrémité. Centre du ganglion.

Fig. 10. — Bâtonnet dans une vacuole; la vacuole est encore traversée par des filaments qui paraissent dérivés de la charpente du noyau. Au centre de la coupe.

Fig. 11. — Vacuole de forme régulière, contenant suivant son plus grand axe un bâtonnet assez fort et bien coloré; le nucléole comme divisé en deux par la formation de la vacuole. Centre du ganglion.

Fig. 12. — Bâtonnet ayant toute la longueur du diamètre du noyau, ses extrémités s'arrêtant exactement à la membrane nucléaire. Périphérie de la coupe.

SUR

LE MUSCLE DILATATEUR DE LA PUPILLE CHEZ L'HOMME

Par **L. VIALLETON**

Professeur d'histologie à la Faculté de Médecine de Montpellier.

PLANCHE XVI

La question de la présence chez l'Homme d'un muscle dilatateur de la pupille est une des plus controversées de l'anatomie. Sans reprendre ici l'historique, déjà fait plusieurs fois, des discussions qui se sont élevées sur ce sujet, il peut être utile de reproduire les principales manières de voir qui ont eu cours dans la science, et qui se groupent aisément sous trois chefs.

1° *Les fibres dilatatrices existent, elles sont plongées dans le stroma irien.* — Dans cette opinion, les fibres dilatatrices sont représentées par des faisceaux radiés de muscles lisses, compris dans l'épaisseur du stroma de l'iris, et qui, partant du bord externe, viennent se perdre dans le sphincter en se divisant en Y, et en confondant leurs extrémités avec les fibres de ce dernier. Cette vue a été défendue principalement par **Kölliker**, et représentée par lui dans une figure devenue bien vite classique [1].

2° *Les fibres dilatatrices existent, elles sont représentées par la membrane de Bruch.* — Pour les auteurs qui partagent cette manière de voir, les fibres dilatatrices ne sont pas situées dans le stroma irien, mais elles forment une membrane mince com-

1. KÖLLIKER, Éléments d'histologie humaine. 2e édit. franç., p. 855, fig. 467.

prise entre ce stroma et l'épithélium postérieur de l'iris, membrane désignée sous le nom de membrane de Bruch. **Henle** le premier émit cette opinion, qui fut soutenue ensuite par **Iwanoff**, et ce dernier, s'appuyant sur les recherches d'**Ieropheeff**, donna dans le manuel de Stricker [1] une excellente figure, reproduite d'ailleurs dans le traité classique de **de Wecker** et **Landolt**.

3° *Il n'y a pas de fibres dilatatrices de la pupille.* — Depuis longtemps déjà **Grünhagen** avait attaqué la description de **Kölliker** et soutenait que les faisceaux radiés de l'iris n'étaient pas de véritables muscles. D'autres auteurs, parmi lesquels je citerai seulement **Schwalbe**, **Boé**, **Koganeï**, nièrent également la présence de fibres dilatatrices dans l'iris. Enfin **Retterer** [2] soutint que ni les faisceaux radiés de Kölliker, ni la membrane de Bruch n'étaient des éléments musculaires. Il n'y avait donc pas de muscle dilatateur dans l'iris.

Cette manière de voir eut bientôt d'autant plus de faveur que **Chauveau** [3] expliqua tous les mouvements de l'iris sans l'aide d'un muscle dilatateur, et elle devint à son tour classique (**Testut**, Anat. humaine).

Cependant, tout récemment, il y eut un retour d'opinion en faveur de l'idée de **Henle**, et **Rochon-Duvigneaud** [4], d'abord, laissa entrevoir la possibilité de considérer la membrane de Bruch, à laquelle il donne le nom de *membrane de Henle*, comme formée de fibres musculaires, puis, à peu près en même temps, un autre élève du professeur **Panas**, **A. Gabrielidès** [5], soutint nettement la nature musculaire de la membrane de Henle.

Ayant fait moi-même une série de recherches conduisant toutes à reconnaître la parfaite exactitude de l'opinion de **Henle-Iwanoff**, je ne crois pas inutile de les reproduire ici, d'autant plus qu'elles précisent certains détails de la structure

1. S. Stricker, Manual of Histology, translated by H. Power. London, 1873, vol. III, p. 312, fig. 365.
2. Ed. Retterer, Note sur la structure de l'iris chez les Mammifères. *Comptes rendus des séances de la Société de biologie*, 7 avril 1888.
3. A. Chauveau, Sur le mécanisme des mouvements de l'iris. *Comptes rendus des séances de la Soc. de biologie*, 14 avril 1888.
4. Rochon-Duvigneaud, Précis iconogr. d'anat. normale de l'œil. Paris, 1895. p. 89.
5. A. Gabrielidès, Recherches sur l'embryogénie, etc. — Thèse de la Faculté de médecine de Paris, 1895, p. 38-39.

des parties, et qu'elles montrent qu'il n'est pas besoin de la technique très compliquée de **Gabrielidès** pour voir très nettement, sur tous les yeux humains convenablement colorés, le muscle dilatateur en question.

Mes recherches se limitent strictement à l'œil de l'Homme. Elles ont été faites sur des yeux fixés soit par le liquide de Müller, soit par des injections sous la conjonctive et dans les chambres de l'œil du liquide picro-osmio-argentique de Renaut, suivies d'un traitement par l'alcool à 90°.

Les dessins qui accompagnent ce mémoire ont été faits sous ma direction à la chambre claire par M. **L. Chatenier**, étudiant en médecine, que je suis heureux de remercier ici.

Si, dans un œil fixé par la liqueur de Müller, on détache l'iris suivant son grand cercle, et si l'on balaie soigneusement avec un pinceau l'épithélium postérieur, on peut, après double coloration à l'hématéine et à l'éosine, ou bien au carmin aluné et à l'éosine, obtenir des préparations semblables à celle qui est représentée pl. XVI, fig. 1.

L'iris est vu par sa face postérieure. On aperçoit d'abord distinctement le sphincter pupillaire, en avant duquel le bord libre de l'iris dessine un contour légèrement festonné. Le stroma de l'iris présente une teinte plus pâle, et l'on reconnaît çà et là des amas de pigment qui appartiennent soit aux cellules pigmentaires du stroma (*c, p*, fig. 1), soit à des restes de l'épithélium postérieur (*p*, fig. 1). A des intervalles réguliers on distingue des faisceaux radiés onduleux (*f, r*) qui, partant du bord externe de l'iris, s'avancent vers son bord interne, en s'envoyant réciproquement des anastomoses obliques. Ces faisceaux répondent à ceux qui ont été décrits par **Kölliker** comme représentant les fibres dilatatrices de la pupille. Dans la préparation, l'iris n'étant pas tendu, ils ont pris une disposition onduleuse qu'ils n'ont pas dans la figure de **Kölliker** ; mais, en dehors de cela, par leur disposition et par leurs rapports avec les autres parties de l'iris, ils répondent rigoureusement aux muscles radiés de l'illustre histologiste allemand. A un faible grossissement (oc. 2, obj. 3 Stiassnie) leur apparence rappelle d'une manière parfaite celle des faisceaux musculaires lisses, mais, dès que l'on examine

la préparation avec de plus forts objectifs, cette ressemblance s'évanouit, et l'on se convainc aisément que **Retterer** a eu raison de contester leur nature musculaire et de regarder ces prétendues fibres lisses comme « des cellules endothéliales des gaines conjonctives des nerfs ou bien des cellules aplaties qu'on trouve sur les fibres nerveuses sans myéline, ou fibres de Remak[1] ». Il n'y a donc plus lieu de considérer les faisceaux radiés de Kölliker comme représentant le dilatateur de la pupille.

Mais si l'on examine attentivement la face postérieure de l'iris on voit qu'elle est recouverte par une membrane très mince, *m, r*, enlevée par places avec l'épithélium, persistant en d'autres endroits, et présentant parfois, comme le montre notre figure, des lambeaux repliés qui marquent sa présence avec une plus grande netteté. Cette membrane s'étend du grand cercle de l'iris jusque sur les faisceaux les plus externes du sphincter pupillaire, dont elle recouvre le tiers ou la moitié externe, mais elle s'arrête toujours à ce niveau et n'arrive jamais jusqu'au bord libre de l'iris. Elle a une apparence fibrillaire, ses fibres étant dirigées radialement, et cette apparence est rendue très nette, même à un faible grossissement, par la présence de grains pigmentaires disposés en séries radiales, et par celle de noyaux ovales allongés dans le même sens. Cette membrane répond à la membrane de Bruch, mais sa structure lui donne, à notre avis, une tout autre signification que celle d'une simple membrane limitante ou basale. Si on l'examine en effet à l'aide de forts grossissements, sur des lambeaux plus ou moins arrachés par dissociation de secteurs iriens préparés comme celui qui a fourni la figure 1, on voit (fig. 2) qu'elle est formée de fines fibrilles allongées au milieu desquelles sont situés des noyaux de diverses formes. La plupart de ces noyaux sont ovales (*n, m*, fig. 2), allongés dans le sens des fibrilles au milieu desquelles ils sont placés ; d'autres, en plus petit nombre, sont irréguliers (*n*, fig. 2), leur axe longitudinal n'a pas la même direction que les fibrilles, et, en faisant varier l'objectif, il est aisé de voir qu'ils

1. Ed. Retterer, *loco cit.*, p. 321.

sont eux-mêmes situés, soit en dessus, soit en dessous de la lame fibrillaire au lieu de faire corps avec elle. Nous verrons plus loin à quoi on peut rapporter ces noyaux aberrants; mais dès maintenant nous tenons à faire remarquer la grande ressemblance qu'offrent les noyaux ovales avec les noyaux des fibres musculaires lisses. D'autre part les fibrilles qui constituent le fond de la membrane en question rappellent tout à fait les fibrilles contractiles des muscles lisses dont elles prennent la coloration après l'action de l'éosine. Cette structure et d'autres détails que nous donnerons plus loin montrent que l'on a affaire dans la membrane de Bruch avec une membrane contractile. Sans doute je ne l'ai jamais vue décomposée en fibres-cellules d'une manière aussi nette que le figure **Gabrielidès** [1], mais il me semble impossible de douter de sa nature surtout si on la compare avec des membranes contractiles minces, telles que certaines lames interviscérales que l'on rencontre chez les Mollusques et en particulier chez les Céphalopodes. Je possède des préparations des deux sortes de formations qui présentent une identité à peu près complète.

Henle, puis **Iwanoff**, ont donc eu raison de considérer la membrane striée qui est en arrière du stroma de l'iris comme une membrane musculaire. Il y a cependant quelques corrections à faire sur la description du dernier de ces auteurs. Dans la figure déjà citée, **Iwanoff** prolonge un peu plus loin que moi les fibres radiées qu'il fait se brancher en Y, puis se terminer vers le bord libre sous la forme d'arcades dont les extrémités viennent se mêler aux fibres du constricteur. Je n'ai jamais observé cette disposition, et si quelques fibres radiales arrivent jusqu'au bord pupillaire elles doivent être extrêmement rares, parce que, sur les coupes, la région marginale de la pupille n'en présente jamais de traces, et par là même offre un contraste évident avec le reste de l'iris dans lequel ces fibres dilatatrices sont toujours très visibles. Je ferai la même observation à **Rochon-Duvigneaud** qui pense que les fibres dilatatrices vont se mêler à celles du sphincter, ou inversement que des fibres du sphincter

1. A. Gabrielidès, *loc. citat.*, fig. 14, p. 38.

semblent passer dans la membrane de Henle (Anat. iconogr., fig. 18). Je n'ai jamais vu de semblables rapports, et les fibres du dilatateur m'ont toujours paru, sur les coupes, se terminer librement à quelque distance du bord pupillaire sans abandonner leur position tout à fait au contact de l'épithélium et sans se mêler au stroma irien pour atteindre le sphincter qui, lui, est toujours plongé en pleine substance de l'iris.

Les dessins faits en examinant de face l'iris par sa partie postérieure, tels que celui d'**Iwanoff** et ma figure 1, ne peuvent naturellement trancher la question de ces rapports entre sphincter et dilatateur, mais sur les coupes j'ai toujours vu ces deux muscles absolument indépendants l'un de l'autre.

Certains auteurs ont parfaitement vu la structure fibrillaire ou striée de la membrane de Bruch, et pourtant ont conclu contre sa nature musculaire. Pourquoi? C'est ou bien parce qu'ils ont méconnu ses noyaux ou bien parce qu'ils les ont attribués à d'autres parties de l'iris. C'est ainsi que **Koganeï** rattache les noyaux de la membrane de Bruch à la couche externe de l'épithélium pigmenté. Cette opinion ne nous paraît pas soutenable. On a déjà vu (fig. 2) que certains noyaux, ovales, allongés (*n*, *m*), sont nettement plongés dans la lame fibrillaire elle-même, mais la figure 3, empruntée à une coupe radiale de l'iris, est encore plus démonstrative. Ici, en effet, la coupe étant un peu oblique par rapport à la face postérieure du stroma irien, montre une certaine longueur du muscle dilatateur. La section des fibrilles contractiles est très nette. Les fibrilles semblent se diriger vers l'épithélium pigmenté comme si elles allaient le pénétrer ; il n'en est rien en réalité et ce n'est là qu'une apparence due à l'obliquité de la coupe, mais cette obliquité même est avantageuse, parce que, laissant voir le muscle sur une certaine longueur, elle permet de juger, mieux encore que sur la membrane vue à plat, la situation réelle des noyaux ovales. Il ne peut évidemment être question ici de regarder ces noyaux comme appartenant à l'épithélium pigmenté, car ce dernier et la membrane striée sont nettement séparés l'un de l'autre. D'autre part les deux noyaux musculaires situés dans la partie gauche de la figure à un point où la membrane radiée

est comme déchiquetée et offre un vide entre eux deux, sont manifestement inclus dans la membrane elle-même, comme on peut s'en rendre compte en faisant varier l'objectif.

Enfin un dernier argument contre l'origine épithéliale des noyaux de la membrane de Bruch me paraît devoir être tiré de leur forme. La plupart de ces noyaux sont allongés et disposés radialement tandis que les noyaux épithéliaux sont manifestement arrondis et dispersés sans aucun ordre. On en voit un dans la figure 3, on en voit des quantités dans les figures de Boé[1], et aucun ne présente la forme ovale allongée caractéristique des noyaux propres de la membrane de Bruch. Du reste les figures de Boé viennent à l'appui de notre manière de voir en représentant des noyaux allongés au niveau de la membrane basale, tandis qu'ils sont tous arrondis dans l'épithélium, et je citerai particulièrement parmi ces figures celle qui présente un noyau allongé, accolé à la basale au-dessus de la ligne de conduite de la lettre *e*, fig. 1, pl. VIII. Tout ceci montre la distinction très nette qui doit être faite entre les noyaux de la membrane de Bruch et ceux de l'épithélium pigmenté.

Dans les lambeaux de la membrane musculaire examinés à plat on voit fréquemment des noyaux arrondis ou même irréguliers comme celui qui a été représenté en *n*, fig. 2. Ces noyaux n'appartiennent pas à la membrane elle-même. Ils viennent ou bien du stroma conjonctif sous-jacent, ou bien de l'épithélium pigmenté. On voit souvent sur les coupes des cellules du stroma conjonctif venir s'accoler en dessous de la membrane de Bruch, il n'est donc pas étonnant qu'elles soient enlevées avec cette dernière lors de la préparation. D'autre part on sait assez (voyez les figures de Boé auxquelles il est fait allusion ci-dessus) combien la distribution des noyaux de l'épithélium pigmenté est irrégulière au sein de cet épithélium, pour qu'il soit facile d'admettre que quelques-uns de ces noyaux, situés au voisinage de la membrane striée, restent attachés à cette dernière. Cela est d'autant plus vraisemblable que l'épithélium est soudé d'une manière intime à cette membrane, comme le montrent à la fois la per-

1. F. Boé. Quelques recherches sur la couche pigmentaire de l'iris et sur le soi-disant muscle dilatateur de la pupille. *Archives d'ophtalmologie*, t. V, 1885.

sistance des traînées de grains pigmentaires épithéliaux dans toutes les préparations où l'on a enlevé l'épithélium, et le fait qu'il est fréquent, en enlevant l'épithélium, d'arracher simultanément la membrane musculaire sur toute ou sur une grande partie de son étendue, comme cela est arrivé dans la préparation fig. 1, où cette membrane n'existe d'une manière continue que sur le milieu du secteur irien, tandis qu'elle n'est représentée que par des lambeaux sur les bords du secteur.

Il y a donc une soudure intime entre l'épithélium pigmenté et la membrane de Bruch.

Les préparations d'ensemble faites avec la totalité de l'iris examiné par sa face postérieure, de même que les coupes sériées de l'œil, montrent que le dilatateur de la pupille est un *muscle lisse*, *plan* et continu, placé à la face postérieure de l'iris entre le stroma irien et l'épithélium pigmenté. Ce muscle forme une membrane très mince, composée d'une seule rangée de fibres lisses, contrairement à l'opinion de Gabrielidès qui admet qu'il est formé d'une « double ou triple assise de cellules[1] ». Sur les coupes bien perpendiculaires à la surface ces fibres dessinent une ligne mince colorée en rouge par l'éosine, et qui répond à la section des fibrilles très visibles individuellement sur la coupe, mais il y a toujours dans l'étendue d'une préparation quelques points au niveau desquels, la surface de l'iris s'étant légèrement plissée, la section est oblique et montre la membrane avec ses noyaux (fig. 3).

La membrane musculaire repose directement sur le stroma conjonctif dont quelques cellules peuvent venir s'accoler à sa face externe ou antérieure, mais elle est peu solidement liée au stroma, et elle s'en laisse facilement détacher.

Il n'y a pas de membrane basale, ou ce que l'on a pris pour la membrane basale n'est autre chose que la membrane musculaire elle-même. Du reste il n'y a pas non plus de membrane basale vers le bord pupillaire où manque la membrane musculaire, et l'épithélium pigmenté repose directement sur le stroma conjonctif. Cela a déjà été parfaitement vu, et Boé en particu-

1. A. Gabrielidès, *loc. cit.*, p. 38.

lier représente la membrane de Bruch dans la partie externe de l'iris (fig. 1 et 2, pl. VIII) tandis qu'il ne la dessine pas sur la partie interne (fig. 3, *ibid.*). Cette manière d'être bien singulière pour une membrane basale qui ne s'étendrait pas aussi loin que les formations histologiques qu'elle sépare (le stroma et l'épithélium postérieur de l'iris), alors que ces formations ne subissent pas d'ailleurs de changements importants au point où la basale s'arrête, aurait dû, ce me semble, ouvrir les yeux et faire prévoir que la membrane de Bruch n'était pas une basale ordinaire. Tout ce qui a été dit ci-dessus prouve sa nature musculaire. Il importe toutefois de remarquer que ce muscle présente une disposition très particulière. Loin d'être formé, comme le voudrait **Gabrielidès**, de deux ou trois assises de fibres-cellules semblables à celles du sphincter, il est composé d'une mince membrane continue, formée de fibrilles contractiles et de noyaux[1], et qui présente des rapports très intéressants avec l'épithélium. En effet, tandis qu'elle est en quelque sorte indépendante du stroma de l'iris, auquel elle n'est qu'accolée, cette membrane est solidement reliée à l'épithélium, avec lequel elle est souvent emportée, et qui du reste laisse toujours une partie de sa propre substance accolée au muscle sous la forme de grains pigmentaires, même après un balayage aussi complet que possible.

Ces rapports particuliers m'ont porté à me demander s'il ne s'agirait pas là d'un muscle épithélial, c'est-à-dire formé par l'épithélium pigmenté ou par certaines cellules de ce dernier, de même que, dans les glandes sudoripares, l'assise externe des cellules épithéliales se transforme en muscles lisses ainsi que l'a montré **Ranvier**.

Je n'ai pas pu jusqu'ici faire de recherches pour élucider ce point, et je ne sais ce qu'en décidera l'avenir. Mais, quoi qu'il en soit, je tiens à signaler le contraste que présentent le sphincter formé de vraies fibres-cellules plongées en plein stroma irien, et le dilatateur formé d'une mince membrane contractile, indépendante du stroma et étroitement accolée à l'épithélium.

1. Rochon-Duvigneaud, *loc. cit.*, p. 89, remarque aussi de son côté que les éléments de la membrane de Henle sont « assez analogues à des fibres musculaires lisses, mais non identiques ».

Explication des figures de la planche XVI.

Tous les dessins ont été faits à la chambre claire et projetés sur la planchette à dessiner de Malassez, avec les oculaires et les objectifs indiqués ci-dessous.

Fig. 1. — Secteur de l'iris vu par sa face postérieure débarrassée de l'épithélium pigmenté. Carmin aluné, éosine. Oc. 1, obj. 1. Stiassnie. — *bp*, bord pupillaire; *cp*, cellules pigmentaires du stroma de l'iris; *fr*, faisceaux radiés; *mr*, muscle radié (membrane de Bruch); *p*, restes de l'épithélium pigmenté; *s*, sphincter pupillaire; *st*, stroma de l'iris.

Fig. 2. — Fragment de la membrane de Bruch vu de face. Hématéine, éosine. Oc. 2, obj. 8, Stiass. — *n*, noyau irrégulier; *nm*, noyau musculaire; *p*, grains pigmentaires de l'épithélium postérieur.

Fig. 3. — Coupe radiale de l'iris (fragment). Hématéine, éosine. Oc. 2, obj. 8, Stiass. — *cp*, cellule pigmentaire du stroma irien; *ep*, épithélium pigmenté; *mr*, muscle radié (membrane de Bruch); *ne*, noyau de l'épithélium; *nm*, noyau musculaire; *st*, stroma de l'iris.

ÉTUDE SUR LA STRUCTURE HISTOLOGIQUE

DES

GLANDES ANNEXES DE L'APPAREIL MÂLE

DE L'HYDROPHILE[1]

Par **P. BLATTER**

Planche XVII

Historique. — Un certain nombre d'auteurs se sont occupés de l'appareil génital mâle des Insectes. Cet aperçu bibliographique placé en tête de mon mémoire en sera la confirmation et prouvera que, malgré ces tentatives multiples, nos connaissances sur la structure intime de ce système organique sont encore fort incomplètes. Il n'y a pas lieu d'en être surpris; ces organes affectent dans cette classe zoologique de si grandes variabilités de forme qu'il a été longtemps impossible d'établir un lien d'union, un rapprochement quelconque entre les divers types d'Hexapodes; ce résultat ne sera obtenu que le jour où le développement et la constitution histologique de ces organes seront complètement connus.

C'est à **Léon Dufour** qu'il faut remonter pour toute étude scientifique sur l'anatomie des Insectes. Il étudia un système organique après l'autre, fit de la dissection fine, aidé de la loupe; prépara de nombreuses espèces en donnant de précieuses figures. Aujourd'hui ses travaux constituent un document classique où l'on puisera toujours d'utiles et intéressants rensei-

1. Travail du laboratoire d'Embryogénie comparée au Collège de France.

gnements. **Dufour** prépara et donna la description de plus de cent appareils génitaux mâles de diverses espèces de Coléoptères. Il fit ressortir l'influence manifeste de la saison sur l'aspect que prennent ces organes. « Dans les mâles, dit **Dufour**, la turgescence spermatique met en évidence, au moment de la reproduction, des conduits qui demeuraient imperceptibles sans cette condition. »

Effectivement, il est incontestable qu'à l'époque de l'accouplement l'ensemble de l'appareil génital est beaucoup plus saillant, particulièrement les glandes accessoires. Mais **Dufour** considérait la plupart de ces glandes comme des vésicules séminales et attribuait leur hypertrophie saisonnière à un afflux de sperme, alors que les recherches récentes font voir que ces glandes contiennent très rarement des spermatozoïdes. Elles sécrètent au contraire des substances qui jouent un rôle dans la reproduction, entrent en activité à cette époque de l'année et deviennent alors plus évidentes. Un exposé concis et méthodique des faits observés, une abstention voulue de toute interprétation théorique, telles sont les grandes qualités qui se dégagent de l'œuvre de **Dufour**.

Suckow, en 1828, entreprit des recherches sur des questions identiques. Mais ses études, au contraire, furent toujours dirigées par des idées théoriques établies *a priori*. Entraîné par des considérations purement philosophiques, du domaine de la réalité il passa dans celui de l'hypothèse et alla jusqu'à établir une analogie entre les organes génitaux et le tube intestinal des Insectes. Se basant sur la morphologie, il s'efforça à grouper en série les divers types du système génital mâle. Surpris des innombrables variétés de forme des testicules, par exemple, il distingua les testicules linéaires, les testicules spiraux, les testicules rameux, etc. Il vit les glandes accessoires du système génital mâle et décrivit entre autres celles de l'Hydrophile comme vaisseaux urinaires, alors que **Dufour**, trois ans auparavant, les avait désignées comme vésicules séminales.

Du reste **Hegetschweiler**, en 1820, envisagea les annexes de l'appareil mâle des Insectes comme des glandes qu'il rapprocha des glandes de Cowper et de la prostate des Mammifères.

Burmeister, en 1832, avec un esprit plus scientifique, établit aussi un groupement de ces grandes variétés de forme. Il ne s'occupa que de l'aspect extérieur et ne chercha jamais à se rendre compte de la structure intime de ces organes. Il résulte de ces considérations que **Burmeister** se fit souvent de fausses idées sur la fonction de ces organes et en donna une mauvaise interprétation. Toutefois, malgré quelques erreurs, cet auteur contribua pour beaucoup à nous faire connaître la disposition des organes copulateurs; il fut le premier qui en donna une description sérieuse.

Ormancey, en 1848, publia des observations intéressantes sur les organes génitaux des Insectes, qui malheureusement passèrent inaperçues.

En 1881, **G. Kraatz**. attira l'attention des entomologistes sur la structure de ces organes et sur l'importance de l'armure génitale en systématique.

Créer une nomenclature des diverses pièces de l'armure génitale, basée sur la phylogénie et l'anatomie comparée, tel fut le but de **Verhoeff** dans son mémoire de 1893.

Palmen, en 1884, dans un travail sur les canaux pairs d'évacuation des organes génitaux chez les Insectes, nous donna des faits nouveaux sur la structure et l'interprétation de ces organes. Ses recherches, quoique ne portant pas spécialement sur les Coléoptères, sont d'un intérêt si général qu'elles doivent servir de fondement à toute étude sur le système génital des Hexapodes.

Beauregard, en 1886, dans son intéressante étude sur les *Insectes vésicants*, donna le premier une description histologique des glandes accessoires chez ces animaux. Il soumit ces organes à des réactifs histochimiques et établit ainsi leur fonction physiologique et la nature des liquides sécrétés. Les figures qui accompagnent ce mémoire rappellent celles qu'**Escherich** représente pour le Blaps. **Beauregard** décrit trois paires de glandes accessoires chez la Cantharide. La première paire (médiane) consiste en deux cæcums. Chacun d'eux se recourbe et son extrémité s'enroule sur elle-même en forme de crosse; de là le nom de *glandes scorpioïdes* qu'il leur a donné. Ce sont des

glandes muqueuses, et non des réservoirs spermatiques, composées d'une paroi musculaire à fibres transversales externes, doublée d'une membrane hyaline et tapissée intérieurement d'un épithélium à cellules cylindriques. Les unes, longues, sont groupées sur les parties latérales du tube, formant deux bourrelets. Ces deux bourrelets épithéliaux décrivent un long tour de spire et ont une influence sur l'enroulement si caractéristique du tube glandulaire. Les longues cellules épithéliales qui les composent sécrètent une substance élastique muqueuse. L'espace qui sépare ces bourrelets est au contraire tapissé de courtes cellules qui sécrètent une substance granuleuse. Par places, dans la matière muqueuse, **Beauregard** a trouvé des cristalloïdes. La sécrétion des glandes scorpioïdes n'a aucun rapport avec la propriété vésicante de l'Insecte. La seconde paire de glandes, revêtue d'un épithélium simple, renferme une substance gélatineuse contenant probablement un peu de cantharidine. Enfin la troisième paire de glandes est représentée par deux longs tubes plusieurs fois enroulés sur eux-mêmes. La paroi en est excessivement mince, hyaline, et leur donne, suivant l'expression de **Beauregard**, l'aspect de *verre filé*. De plus ils rappellent par leur forme des chapelets à grains ovoïdes[1]. Cette disposition morphologique est due à ce que, au niveau des portions dilatées, la couche musculaire est dissociée, tandis que, aux parties où le calibre reste cylindrique, les faisceaux musculaires demeurent rapprochés. L'épithélium qui tapisse ces organes renferme de place en place des cellules qui rappellent les cellules caliciformes de l'intestin des Mammifères. Le contenu de ces tubes est homogène, transparent, contient de la cantharidine et toujours quelques spermatozoïdes. En résumé, il ressort des travaux de **Beauregard** que des trois paires de glandes annexes de l'appareil mâle des Cantharides, deux paires, la première et la seconde, fonctionnent comme organes de sécrétion de substance muqueuse, la troisième seule fonctionne comme réservoir séminal.

Minot, en 1880, dans un mémoire sur l'histologie des Locustes et des Criquets, donne une description de la structure des glandes

1. Voir plus loin la même disposition chez l'Hydrophile.

annexes de l'appareil mâle chez ces Insectes. De bonnes figures mettant en évidence des faits intéressants accompagnent ce mémoire. Nous avons eu l'occasion de vérifier l'exactitude de ces recherches, et nous avons même vu pas mal de choses nouvelles que nous nous proposons de faire connaître ultérieurement.

Miall et **Denny**, dans un ouvrage sur la structure et le développement des Blattes, consacrent plusieurs pages à l'étude de ces organes chez ces Orthoptères.

Du reste, en 1892, dans une note présentée à l'Académie des sciences, je faisais connaître la structure histologique de ces organes chez *Periplaneta orientalis*, et je complétais la description des deux auteurs anglais.

Enfin **Escherich**, en 1894, nous donna une étude remarquable sur l'anatomie du système génital mâle des Coléoptères. Une bonne partie de cet important mémoire porte sur des considérations théoriques d'un ordre très général, appuyées, il est vrai, sur le développement et l'étude histologique.

Cette œuvre sérieusement documentée est surtout une œuvre d'analyse où l'auteur passe en revue les diverses opinions des embryogénistes et des entomologistes. Il discute leur façon d'envisager les choses, cherche à coordonner ces faits multiples, à en déduire un ou plusieurs types morphologiques permettant d'établir une filiation, un lien quelconque entre ces innombrables formes qui, à première vue, semblent si différentes d'une espèce à l'autre.

Tel est, brièvement résumé, l'ensemble des travaux parus sur cette question.

Depuis longtemps déjà, je me proposais de faire connaître le résultat de mes recherches sur la structure des glandes annexes de l'appareil mâle chez l'Hydrophile.

Escherich en donne une description histologique incomplète et qui renferme quelques lacunes.

Je vais donc décrire la structure de ces organes comme je la conçois, et pénétrer plus avant dans le processus intime de leur sécrétion.

Définitions. — Avant d'entreprendre l'étude spéciale des organes générateurs mâles de l'Hydrophile, je crois utile de la faire précéder d'un court aperçu sur la nomenclature à adopter et la définition des termes à employer. Notre partie descriptive n'en sera ensuite que plus claire, plus précise.

Testicules, canaux déférents et canal éjaculateur ont toujours été reconnus sans hésitation par les auteurs qui s'en sont occupés. Il n'en est pas de même des nombreuses glandes accessoires de l'appareil mâle, décrites autrefois par les uns comme organes urinaires, par les autres comme réservoirs spermatiques ou testicules accessoires. La confusion était donc réelle et le besoin d'une terminologie basée sur les recherches récentes s'imposait de plus en plus.

Dufour désignait toutes les parties accessoires du système mâle sous le nom général de vésicules séminales. D'autres auteurs anciens, tels que **Suckow** et **Burmeister**, dont nous avons déjà signalé les travaux, réservèrent le nom de vésicules spermatiques aux dilatations placées sur le parcours des canaux déférents. Cette dernière manière de concevoir la vésicule séminale répond en tout point à la définition moderne qu'**Escherich** formule dans les termes suivants : « On ne doit considérer comme vésicule séminale chez les Coléoptères : *que la dilatation qui se présente sur le trajet du canal déférent et qui seule est destinée à conserver le sperme jusqu'au moment de l'accouplement.* » Nous reviendrons du reste sur l'interprétation et la valeur exacte de cette dilatation.

Toute partie accessoire du système génital mâle qui n'est pas susceptible de cette définition ne doit plus être considérée comme vésicule séminale et doit être envisagée comme une glande accessoire.

Escherich, dans son mémoire, propose de désigner sous le nom de *mésadénies* les formations glandulaires annexielles qui se développent aux dépens du mésoderme et qui naissent par évagination des canaux déférents. Il consacre au contraire l'expression d'*ectadénies* aux glandes qui dérivent de l'ectoderme et naissent par évagination du canal éjaculateur.

En résumé donc :

1° On appelle *vésicule séminale* toute dilatation du canal déférent :

2° On appelle *mésadénie* toute glande accessoire d'origine mésodermique et formée par évagination du canal déférent ;

3° On appelle *ectadénie* toute glande accessoire d'origine ectodermique et formée par évagination du canal éjaculateur.

A l'avenir, nous emploierons ces mots dans ce sens. Les confusions seront ainsi sûrement évitées.

ORGANES GÉNÉRATEURS MÂLES DE L'HYDROPHILUS PICEUS

A. *Description anatomique.*

Quand on ouvre l'abdomen d'un Hydrophile mâle et que l'on se débarrasse du tube digestif, on voit immédiatement un ensemble de conduits et de glandes, qui forment un système compliqué, mais élégant.

Examinés attentivement, on constate d'abord à droite et à gauche, deux corps symétriques, oblongs, cylindro-coniques, situés de chaque côté dans la cavité abdominale; ce sont les testicules (Fig. 1,M). Leur coloration blanche, leur dimension ne dépassant pas 1 centimètre de long, en font des organes facilement visibles.

De chaque testicule part un canal déférent (Fig. 1,L) grêle, flexueux, qui, au bout de son parcours, présente un renflement ovoïde (Fig. 1,K), la vésicule séminale. Celle-ci débouche dans la glande accessoire qui lui correspond (Fig. 1,C) par un col mince.

Près de son embouchure, chaque vésicule séminale reçoit un groupe de glandes accessoires représenté par trois longs tubes aveugles (Fig. 1,H.E.E'.E'') qui, après avoir décrit plusieurs inflexions, s'unissent en un tronc commun pour aboutir dans la vésicule séminale. Ces glandes sont les mésadénies.

Les deux ectadénies de l'Hydrophile (Fig. 1,C.D) occupent les deux tiers de l'abdomen. Ce sont deux tubes épais contournés en corne de Bélier qui, à leur extrémité libre, portent une petite glande accessoire recourbée en avant sur elle-même et d'une

configuration fort élégante. Cette glande (Fig. 1,D) est une partie différenciée de l'ectadénie précédente.

Par leur confluence, les ectadénies constituent le canal éjaculateur (Fig. 1,B). D'une médiocre longueur (1 1/2 à 2 cent.), il est cylindrique à son origine, se dilate ensuite en un renflement

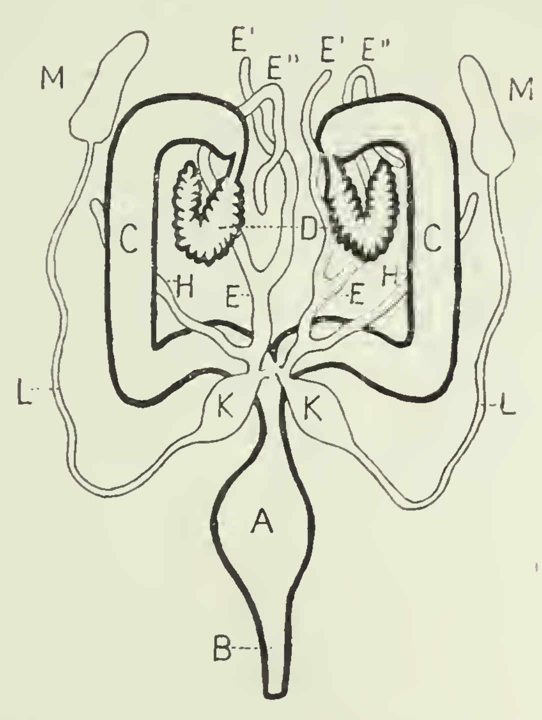


Fig. 1. — Appareil génital mâle de l'Hydrophile, figure demi-schématique. Les traits forts indiquent les organes d'origine ectodermique. — A. Renflement ovoïde ou ampoule éjaculatrice. — B. Canal éjaculateur. — C. Ectadénie cylindroïde. — D. Ectadénie vésiculeuse. — E,E',E'',H. Mésadénies. — K. Vésicules séminales. — L. Canaux déférents. — M. Testicules.

ovoïde (Fig. 1,A) considérable, puis reprend de nouveau son diamètre primitif pour aboutir à l'armure génitale.

Le système génital mâle de l'Hydrophile étant ainsi succinctement décrit, je vais étudier chacun de ces organes en détail et faire connaître des faits nouveaux sur certains d'entre eux.

B. *Étude histologique et physiologique.*

1° *Testicules.* — Les testicules de l'Hydrophile ont été fort bien étudiés par **L. Dufour.** Selon lui : « Ces organes sont revêtus en dehors d'une espèce de tunique adipo-membraneuse qui en masque la structure intérieure. Pour mettre en évidence celle-ci, il faut déchirer le testicule. On voit alors que ce dernier est essentiellement constitué par un épi de plusieurs centaines de petites capsules spermatiques étroitement empilées comme des grains pressés, qui seraient sessiles autour d'un axe com-

mun ». A cette description est jointe une excellente figure. Pour ma part j'ai complètement négligé cet organe. Mes recherches se sont dirigées plus particulièrement sur la structure des canaux d'évacuation et des glandes accessoires. Néanmoins je ferai observer qu'on doit considérer le testicule comme formé d'un grand nombre de petits tubes aveugles groupés autour d'un canal central. Ce dernier chemine tout le long de la glande génitale mâle.

2° *Canaux déférents.* — Placés sur la continuation du précédent canal, les canaux déférents sont deux tubes frêles, délicats, d'une constitution simple. La paroi est formée : 1° d'une étroite couche musculaire à fibres circulaires et longitudinales; 2° en dedans, d'une membrane propre excessivement mince, visible seulement avec un objectif à immersion, revêtue intérieurement 3° d'un épithélium à cellules courtes, cubiques, placées côte à côte et renfermant des noyaux volumineux. Le canal déférent du *Melolontha vulgaris*, au travers duquel nous avons aussi pratiqué des coupes histologiques, se présente avec les mêmes caractères. De ces faits il ne faudrait pas cependant déduire qu'il en est toujours ainsi. Effectivement, chez certains Coléoptères, l'épithélium de ces conduits affecte une disposition glandulaire. **Escherich** en a même conclu d'une façon générale que : « Lorsque le canal déférent ne possède pas d'épithélium glandulaire les mésadénies sont mieux développées ». Des recherches ultérieures pourront seules confirmer cette manière de voir.

3° *Vésicules séminales* (Fig. 1,K). — Les vésicules séminales de l'Hydrophile sont, comme nous l'avons déjà mentionné, deux dilatations ovoïdes des conduits déférents, d'une coloration blanche, à surface lisse, unie, non bosselée. Les dimensions, variables suivant la saison, ne subissent cependant jamais de fortes modifications. La paroi d'une consistance molle se laisse facilement déchirer. Le contenu mis en liberté n'est que du sperme. La constitution histologique de ces organes rappelle celle des canaux déférents. Une couche musculaire externe, à fibres circulaires prédominantes, est tapissée en dedans par un épithélium reposant sur une tunique propre. Les cellules de cet épithélium, de forme cubique, ont des parois de séparation peu

accentuées et des noyaux riches en chromatine. Elles présentent du reste les mêmes caractères que celles de l'épithélium des glandes accessoires de *Periplaneta orientalis* [1].

4° *Mésadénies* (Fig. 1, H-E, et Pl. XVII, fig. 4, 5, 8, 9). — Les mésadénies sont constituées de chaque côté par trois longs tubes filiformes, plus ou moins flexueux, boursouflés, de longueurs inégales. Flottant librement par un bout, par l'autre ils s'unissent ensemble en un tronc commun qui débouche dans la vésicule séminale au niveau de son insertion sur l'ectadénie.

L'extrémité libre de ces glandes se bifurque fréquemment, se dichotomise, subissant ainsi de nombreuses variations morphologiques.

Observée de près, chaque mésadénie contraste par sa structure délicate et sa transparence absolue avec les autres parties du système génital, qui sont au contraire opaques, d'un blanc crayeux, et d'une certaine solidité. La paroi fort mince, diaphane, hyaline, se déchire aisément. Par l'ensemble de ces caractères ces glandes rappellent à s'y méprendre un filament de gelée claire. En outre elles présentent souvent des renflements ovoïdes, placés bout à bout et qui leur donnent l'aspect de chapelets à grains ovoïdes.

Si l'on veut bien se rapporter à la description de **Beauregard** sur la troisième paire de glandes accessoires des Cantharides, dont nous avons donné un extrait dans notre introduction, on constatera la ressemblance absolue de ces organes avec les mésadénies de l'Hydrophile. Ces glandes, bâties sur le même plan dans ces deux types de Coléoptères, se présentent avec les mêmes caractères extérieurs.

Je ferai remarquer encore, avant d'abandonner cette question, que j'ai constaté cet aspect diaphane et cette forme en chapelet de certaines glandes accessoires chez d'autres Insectes que les Coléoptères. Ainsi chez certains *Limnophilum* mâles, lorsqu'on ouvre l'abdomen, on tombe sur une paire de glandes accessoires excessivement simples, la seule qui existe du reste chez eux. Ce sont deux tubes diaphanes et qui, d'incolores qu'ils sont

1. Voir notre note.

Octobre 1897.

à leur base, passent insensiblement au rouge lie de vin à leur extrémité libre. Ces tubes glandulaires, à surface parfaitement unie, ne tardèrent pas sous mes yeux à se contracter, à être pris de mouvements péristaltiques qui finirent par leur donner momentanément cette apparence de chapelet à grains ovoïdes dont parle **Beauregard** et qu'**Escherich** et moi avons aussi constatée chez l'Hydrophile. Je ne crois pas, comme ces auteurs semblent l'admettre, qu'il s'agisse là d'une disposition permanente. L'observation que nous venons de faire connaître et qui nous est toute personnelle, faite sur des animaux vivants et renouvelée plusieurs fois sur l'Hydrophile, prouverait au contraire que l'on se trouve en présence de contractions inhérentes à la physiologie de la glande pour lui permettre d'expulser son contenu. On peut assimiler ce phénomène aux mouvements péristaltiques de l'intestin; lorsqu'il cesse, la glande rentre au repos et reprend sa forme tubulaire.

La structure microscopique des mésadénies de l'Hydrophile offre des particularités utiles à faire connaître. **Escherich**, dans son étude, a abordé cette question; la description qu'il en donne, quoique exacte, est fort incomplète.

Pour mettre en évidence les détails de structure que je me propose de signaler, la méthode de fixation employée a une importance considérable. Ces organes s'altèrent facilement. Nous avons fréquemment constaté que le séjour dans les essences, avant l'inclusion dans la paraffine, rend ces tissus friables, cassants et difficiles à couper. Cette remarque s'applique surtout aux ectadénies, qu'il faudra avoir soin de laisser séjourner le moins longtemps possible dans les alcools forts et les essences. J'ai utilisé avec avantage comme agent fixateur le sublimé acétique (solution aqueuse saturée). Comme colorants le carmin boriqué et l'hématoxyline de Delafield m'ont rendu de bons services. Les liquides à l'acide osmique, particulièrement la liqueur de Flemming, ne sont pas aussi recommandables pour la fixation des mésadénies. Des coupes pratiquées sur ces organes au moment de la reproduction se présentent avec les détails que nous avons signalés (Pl. XVII, fig. 4 et 5). On constate une paroi formée extérieurement d'une enveloppe musculaire (fig. 4, *a*, 5, *b*),

doublée d'une fine membrane propre supportant un épithélium à cellules excessivement élevées (fig. 4 et 5). Ces cellules sont de deux sortes : les unes, courtes, cylindriques, agglomérées entre elles, alternent avec d'autres beaucoup plus longues et groupées en bouquets. Si bien qu'à première vue on pourrait croire à une disposition identique à celle de l'épithélium ovarien de l'*Epeira diadema* dessiné par mon maître M. Balbiani, dans sa remarquable étude sur les sécrétions épithéliales dans l'appareil femelle des Arachnides[1] (Voir pl. I, fig. 3, de son mémoire). Mais, examiné avec un fort objectif (immersion à eau n° 10 de Vérick) on acquiert rapidement la certitude que cette ressemblance n'est qu'apparente. Effectivement les cellules épithéliales de la mésadénie, aussi bien les longues que les courtes, arrivent jusqu'à la face interne de la tunique propre. Leurs noyaux sont toujours placés contre cette dernière membrane. Les longues cellules (Pl. XVII, fig. 4, *c* et 5, *a*), cylindriques à leur base, se prolongent par un pédicule de largeur variable, et, à leur extrémité libre, s'élargissent en une partie ovoïde. Les cellules courtes (Pl. XVII, fig. 4, *b*), qui occupent les espaces entre ces touffes de longues cellules, ne sont au contraire représentées que par un corps cylindrique moins élevé. A cette différence morphologique ne répond aucunement une différence fonctionnelle. Tous ces éléments épithéliaux sont formés des mêmes parties constitutives : une paroi cellulaire nettement accusée et un protoplasma granuleux, dense, dans lequel il n'a jamais été trouvé de corps figurés; il présente toutefois par-ci, par-là, des vacuoles se détachant en clair sur le fond du plasma. Chaque cellule renferme un gros noyau légèrement ovoïde, porteur de deux ou plusieurs nucléoles. On remarque par place (Pl. XVII, fig. 5, *b*) de ces cellules qui expulsent leur contenu par une simple déchirure de la paroi cellulaire. C'est évidemment là le processus de sécrétion de cet épithélium. Une partie du protoplasma coule dans la lumière de la glande, va s'ajouter aux mêmes produits de sécrétion venant d'autres cellules voisines pour constituer ainsi la substance muqueuse. Aussitôt après ce phénomène physiologique, la cel-

1. E.-G. Balbiani, Contribution à l'étude des sécrétions épithéliales dans l'appareil femelle des Arachnides. *Archives d'anat. microscopique*, t. I, fasc. 1, 1897.

lule diminue de volume, la paroi cellulaire se reforme insensiblement. Le noyau et la couche plasmique périnucléaire entretiennent la vitalité de la cellule, lui permettent d'accumuler dans son intérieur de nouvelles quantités de mucus, et, lorsque sa turgescence sera suffisante, elle éclatera une seconde fois, déversant à nouveau son contenu dans la cavité glandulaire.

Les faits que nous venons de faire connaître cessent d'être exacts si l'on s'adresse aux mésadénies en dehors de l'époque de la reproduction. A ces moments-là ces glandes ont une activité moindre, élaborent en faible quantité les produits de sécrétion et sont dans une sorte de demi-repos. Ce calme fonctionnel se traduit histologiquement par une différence sensible dans l'aspect de l'épithélium (Pl. XVII, fig. 8 et 9). Les cellules en sont beaucoup moins élevées et ne présentent plus cette inégalité de taille.

Le contenu des mésadénies, observé sur l'animal vivant aux approches de l'accouplement, offre de notables analogies avec celui des ectadénies. Il se présente aussi comme une substance glaireuse, visqueuse, absolument transparente, mais cependant moins dense et plus flüide que celle de ces dernières glandes.

Sur les coupes, cette substance paraît homogène, finement granulée, se colorant facilement en rose pâle par le carmin. Je n'y ai jamais constaté de cristalloïdes. En dehors de la période sexuelle la matière sécrétée subit peu de changements; elle est moins abondante, plus liquide et par suite diminue la tension de ces organes.

Il résulte de ce qui précède que les mésadénies de l'Hydrophile doivent être envisagées comme des glandes tubulées simples, sécrétant une substance muqueuse. Elles subissent des modifications histologiques sensibles au moment de la reproduction.

3° *Ectadénies* (Pl. XVII, fig. 6, 4, 10, 11). — Les ectadénies sont deux organes cylindriques volumineux. Ils frappent quiconque ouvre pour la première fois un abdomen d'Hydrophile.

Suckow et **Burmeister** les ont décrits autrefois comme testicules accessoires. **Dufour** les a désignés sous le nom de vésicules séminales principales, parce que, dit-il : « Elles se ren-

contrent dans tous les Coléoptères et qu'elles constituent essentiellement par leur confluence le conduit éjaculateur ». De toutes les glandes annexielles mâles de l'Hydrophile, les ectadénies sont les plus considérables et les plus consistantes, elles ne renferment jamais de spermatozoïdes.

Ces glandes se contournent en spirale. Du canal éjaculateur elles se dirigent obliquement à droite et à gauche, s'infléchissent ensuite une première fois pour cheminer parallèlement aux parois latérales de l'abdomen, puis ne tardent pas à se contourner une seconde fois pour se rapprocher de la ligne médiane et se terminer par une petite glande accessoire d'une forme spéciale (Fig. 1, D).

Ce dernier organe, en continuité directe avec la partie précédente, est un réservoir oblong, replié sur lui-même, bosselé, demi-diaphane, formé d'un grand nombre d'ampoules, les unes ovales, les autres arrondies, toutes attachées autour d'un canal central dans lequel elles semblent s'ouvrir.

En conséquence, l'ectadénie de l'Hydrophile n'a pas une constitution uniforme dans toute son étendue. Morphologiquement on doit y distinguer deux parties. La première, cylindrique, contournée, à laquelle nous proposons de donner le nom d'*ectadénie cylindroïde* (Fig. 1, C).

La seconde située sur la prolongation de la première, mérite de par sa forme le nom d'*ectadénie vésiculeuse* (Fig. 1, D).

Cette division est justifiée encore par la structure histologique et la fonction qui sont bien différentes comme on le verra dans la description qui va suivre.

Ectadénie cylindroïde (Pl. XVII, fig. 10 et 11). — Cet organe est un long tube à surface externe lisse, unie, à paroi résistante, tenace. Les divers tissus qui le constituent sont si intimement unis qu'il est difficile de les dilacérer convenablement. Sa section nettement elliptique montre que cette glande est comprimée de haut en bas suivant l'axe dorso-ventral.

Les coupes transversales, pratiquées dans le région moyenne de son parcours, mettent en relief une structure glandulaire typique. La paroi de cette ectadénie présente extérieurement une couche musculaire mince, à fibres longitudinales. Les fibres

circulaires existent par endroits : elles n'ont pas de disposition fixe.

La face interne de ce manchon musculeux n'est pas unie, mais recouverte d'assez longs tubes aveugles, disposés radiairement autour de la cavité centrale de l'organe (Pl. XVII, fig. 10). Ces formations tubulées sont des glandes en cæcums, dont le fond arrive à la paroi musculaire. La cavité de chacune d'elles est cylindrique, profonde, et occupe la moitié du demi-diamètre de l'ectadénie.

Sous l'influence de l'alcool la substance muqueuse contenue

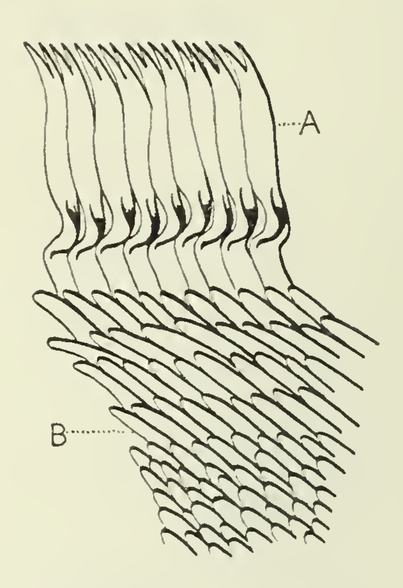


Fig. 2. — Substance sécrétée par l'ectadénie cylindroïde, coagulée par l'alcool et constituant un moulage interne de la glande. Vue de profil. — A. Lamelles muqueuses pénétrant entre des replis épithéliaux. — B. Cylindres muqueux engagés dans les culs-de-sac glandulaires placés sur les parois latérales de l'ectadénie.

dans ces glandes se coagule et devient excessivement résistante. Il suffit alors d'inciser la paroi de l'organe pour faire sortir aisément, en conservant la forme qu'elle avait dans la glande, cette substance concrétée. Elle retrace ainsi, à la façon d'un véritable moulage, les moindres anfractuosités de la face interne. Cette particularité m'a singulièrement facilité l'interprétation de l'organe. Cela m'a permis de me faire une idée exacte de la répartition de ces culs-de-sac glandulaires à la surface de l'ectadénie. La figure (Fig. 2) qui accompagne cette description, faite d'après un fragment de substance muqueuse obtenue par le procédé indiqué, permet de constater que ces cæcums glandulaires sont répartis régulièrement sur les parties latérales de l'ectadénie (Fig. 2, B). Elle permet de remarquer en outre que, sur le bord convexe de l'organe, dans son tiers terminal seule-

ment, à son union avec l'ectadénie vésiculeuse (Pl. XVII, fig. 11, *c*), les culs-de-sac glandulaires sont remplacés par des replis épithéliaux en forme d'écrans tendus transversalement et parallèlement les uns aux autres; entre eux pénètrent les prolongements en forme de languettes (Fig. 2, A). Ces toiles épithéliales viennent s'insérer à droite et à gauche sur les parois latérales de l'ectadénie cylindroïde et doivent être considérées comme la continuation, sur un petit parcours seulement de l'ectadénie cylindroïde, de la disposition cloisonnée que l'on remarque à l'origine de l'ectadénie vésiculeuse. Un coup d'œil jeté sur la figure (Pl. XVII, fig. 11), intéressant ces régions rendra la chose plus compréhensible.

L'épithélium de l'ectadénie ne repose pas directement sur la couche musculaire, une mince tunique propre (membrane conjonctive) lui sert de lame de soutien. Celle-ci pousse des prolongements entre chaque cæcum (Pl. XVII, fig. 10, *c. e*), destinés à supporter les cellules épithéliales.

Les cellules qui tapissent ces nombreuses invaginations glandulaires sont disposées suivant une seule couche. Elles sont cylindriques, de taille moyenne (15μ), placées régulièrement les unes à côté des autres et offrant toutes le même aspect (Pl. XVII, fig. 10). Le corps de la cellule occupé par un protoplasma granuleux, homogène en temps ordinaire, se charge au moment de la reproduction d'un grand nombre de globules colloïdes qui, sous l'influence de la liqueur de Flemming, se colorent en brun. Ces sphérules, qui ne sont qu'une différenciation sur place du protoplasma, n'atteignent jamais de grandes dimensions. Elles sont quelquefois si abondantes que les cellules en sont littéralement bourrées et les noyaux sont masqués.

A un moment déterminé la paroi interne de ces cellules épithéliales crève sous l'action d'un mécanisme physique identique à celui décrit pour les mésadénies. Les globules tombent dans la lumière du canal, s'agglutinent entre eux, se fusionnent en une substance homogène hyaline, sur la composition de laquelle nous reviendrons ultérieurement. Puis de nouveaux globules provenant d'autres cellules viennent se coller à la surface de cette substance muqueuse, se fusionnent à leur tour, formant

ainsi des couches successives destinées à renouveler sans cesse la matière sécrétée.

Des fragments de cette ectadénie, fixés par l'acide osmique et dilacérés dans les essences, m'ont fréquemment permis d'obtenir des cylindres muqueux libres, variant de formes. Ces cylindres, vrais moulages des culs-de-sac glandulaires, étaient constitués dans leur partie centrale par du mucus homogène; leur surface, au contraire, était couverte de globules plus ou moins adhérents et plus ou moins fusionnés entre eux. Ces parties superficielles ainsi constituées indiquaient des couches de substance nouvellement sécrétée.

Ces détails de structure de l'épithélium, au moment de la reproduction, comparés à ceux déjà mentionnés à d'autres époques de l'année, nous permettent de conclure que ces variations sont probablement liées à l'activité des cellules épithéliales.

Si l'on presse sur une ectadénie fraîche, on ne tarde pas à faire sortir, par la lumière de la glande, une masse homogène, très gluante, gélatineuse, transparente comme du verre et rappelant par sa consistance et son aspect la gelée, ou mieux la tige cristalline des Mollusques. Cette substance, franchement élastique, se laisse facilement étirer par les aiguilles sans se rompre.

Sous l'influence de l'*acide acétique* cette matière muqueuse se gonfle.

La *potasse caustique* à 30 0/0 et à chaud commence par gonfler cette substance, puis la désagrège et la dissout complètement.

L'*acide chromique* coagule cette substance.

Les *alcools forts*, les solutions saturées de *sublimé* durcissent instantanément cette substance, la rendent excessivement cassante, ce qui constitue une réelle difficulté pour pratiquer ensuite des coupes. Dans ces liquides, elle devient en outre opaque.

En résumé donc, cette partie de l'appareil génital mâle de l'Hydrophile doit être considérée comme une glande composée de nombreux culs-de-sac et sécrétant un produit spécial jouant

un rôle dans la physiologie du système générateur. Peut-être sert-elle à diluer le sperme au moment de l'accouplement?

Ectadénie vésiculeuse (Pl. XVII, fig. 6 et 7). — Ces glandes entrevues par **L. Dufour** et désignées sur ses figures comme vésicules singulières, ont fort étonné et embarrassé cet auteur. Il en a cependant donné une description exacte. **Escherich** y a ajouté quelques détails de structure fort incomplets. Nous allons donc exposer la constitution intime de cet organe.

Examiné à la loupe, il présente un canal central dans lequel s'ouvrent tout le long du parcours de nombreuses vésicules, les unes ovalaires, les autres sphériques. Cette glande subit des variations de taille aux différentes saisons. Au moment de la reproduction, elles sont toujours plus volumineuses.

Pour l'étude histologique nous recommandons particulièrement comme agent fixateur le liquide de Flemming. Les colorations aux couleurs d'aniline (safranine ou violet de gentiane et éosine combinés) prennent toujours. Pour les rendre plus électives la méthode de Bizzozero pour le violet de gentiane, ou celle au permanganate de potasse pour la safranine (méthode d'Henneguy) donnent d'excellents résultats.

Les coupes faites dans la paraffine et ainsi traitées nous permettent de constater dans la paroi de ces vésicules :

1° Une enveloppe musculaire ;

2° Une tunique propre :

3° Un épithélium.

L'enveloppe musculaire nettement indiquée est représentée ici par des fibres musculaires striées. Ces fibres ne subissent pas une orientation déterminée, elle vont un peu dans tous les sens. J'ai remarqué cependant que la majeure partie de ces muscles sont des muscles longitudinaux. Elles suivent le grand axe de la glande, s'infléchissent au niveau de chaque sillon de séparation de deux vésicules pour se continuer sur la paroi de la vésicule qui suit.

Ces fibres longitudinales sont mêlées à de nombreuses fibres obliques; les unes et les autres s'anastomosent entre elles.

La couche musculaire est revêtue intérieurement d'une membrane mince, difficile à voir par place, qui se présente comme

une ligne incolore. Cette tunique propre est en contact direct avec la couche épithéliale à laquelle elle sert de support.

L'épithélium de cette glande ne rappelle en rien celui de l'ectadénie cylindroïde et se présente avec des caractères très particuliers.

Il est formé de cellules qui peuvent atteindre une grande longueur (28 µ). Ces cellules sont généralement claviformes et peuvent se laisser diviser en trois parties (Pl. XVII, fig. 6 et 7) : une partie basale cubique, appliquée contre la membrane propre et renfermant un noyau assez volumineux ; une seconde partie plus amincie (Pl. XVII, fig. 7, *c*) qui, à son extrémité libre, se dilate en une troisième région ovoïde, d'autres cellules, au contraire (Pl. XVII, fig. 7, *d*), sont plus cylindriques, moins allongées. Cette variation de forme de la cellule épithéliale est due à ce que nous avons sur la même coupe des cellules à des stades d'évolution différents en rapport avec les diverses phases de leur activité fonctionnelle.

Le noyau de ces éléments cellulaires se colore fortement par la safranine. Le protoplasma qui l'entoure et qui est immédiatement appliqué contre la membrane propre est plus dense, plus granuleux et se colore plus fortement que celui du reste de la cellule. Enfin on constate toujours dans cette partie du corps cellulaire une gouttelette graisseuse (Pl. XVII, fig. 7, *k*) dans chaque cellule.

Le protoplasma des autres régions (Pl. XVII, fig. 7, *e*) est plus fluide, plus transparent, et présente dans la portion dilatée de ces cellules un ou deux corps globuleux ou ovoïdes (Pl. XVII, fig. 7, *h*, *i*) dont les contours sont généralement très réguliers. Sur les coupes fixées au liquide de Flemming ils sont colorés en gris brun. Certains de ces globules retiennent la safranine et simulent parfois des noyaux (Pl. XVII, fig. 7, *h*). Ces corps figurés sont, suivant moi, des produits albumineux muqueux, différenciés du protoplasma et qu'il faut rapprocher des globules colloïdes précédemment décrits dans l'ectadénie cylindroïde. Mentionnons encore dans la partie centrale de ces cellules des sortes de tiges flexueuses (Pl. XVII, fig. 7, *g*) retenant fréquemment la matière colorante et présentant un peu les

mêmes caractères que les corps figurés déjà signalés. Nous nous sommes demandé souvent si ces sortes de bâtonnets ondulés n'étaient pas dus à des replis de la paroi cellulaire. Les plus forts grossissements ne nous ont pas permis d'élucider cette question. En conséquence nous ne nous prononcerons pas sur la nature de ces formations.

Les détails de structure que je viens de faire connaître sur cette glande me permettent de concevoir par quel mécanisme la sécrétion de ces organes se produit.

Suivant moi, ces cellules au niveau de leurs parties rétrécies se déchirent, le bout basilaire reste attaché à la paroi de la vésicule tandis que le bout libre et renflé tombe dans la cavité de la glande. Le contenu plasmique en sort, la paroi est résorbée et ainsi le liquide sécrété se trouve constitué. Pour appuyer cette manière d'interpréter les faits observés, je ferai remarquer que l'on rencontre, comme mes figures l'indiquent (Pl. XVII, fig. 11, *e*), de ces débris de cellules jusque dans le premier tiers de l'ectadénie cylindroïde. Quant au canal central de l'ectadénie vésiculeuse il en est bourré.

Du reste, il est facile de mettre en liberté de ces cellules ou parties de cellules sur une glande vivante. Il suffit de faire une incision de la paroi glandulaire, de recueillir ce qui s'en écoule sur une lame de verre et de l'examiner au microscope. On verra alors que c'est un liquide assez fluide, tenant en suspension des quantités fantastiques de ces fragments de cellules.

A la jonction de l'ectadénie vésiculeuse avec l'ectadénie cylindroïde, l'épithélium change brusquement de forme et fait place à celui qui revêt cette dernière glande (Pl. XVII, fig. 11, *h*).

Nous pouvons conclure de ce qui précède que ce dernier organe est une glande formée de vésicules multiples débouchant toutes dans un canal commun. Elle sécrète une matière granuleuse, fluide et ne présentant ni l'homogénéité ni la consistance gélatineuse de la substance sécrétée par l'ectadénie cylindroïde.

6° *Canal éjaculateur* (Pl. XVII, fig. 1, 2 et 3). — Le canal éjaculateur de l'Hydrophile est cylindrique, rectiligne à son origine, puis, au milieu de son trajet environ, il se distend (Fig. 1

du texte, A) en un renflement ovoïde et reprend ensuite son diamètre normal pour arriver, après une légère inflexion, jusqu'à l'armure génitale. Ce canal d'une coloration blanche éclatante a un aspect nacré. Sa paroi, excessivement dure, a une texture fibro-cartilagineuse. Des coupes transversales et longitudinales, pratiquées dans différentes régions de ce conduit, m'ont permis de relever quelques particularités curieuses que je vais mettre en évidence.

Et, tout d'abord, la lumière de ce canal n'est pas circulaire, fait que l'on pourrait étendre à beaucoup d'autres Insectes. Déjà, en 1892, je constatais cette irrégularité dans le calibre de ce tube chez la *Periplaneta orientalis*. Voici du reste ce que je disais sur la structure du canal éjaculateur chez cet Orthoptère :

« C'est ainsi qu'à la face dorsale du canal, sur les coupes transversales, on voit un épaississement énorme de l'épithélium à l'intérieur du tube, obstruant quelquefois une bonne partie de sa lumière. Cette crête, vers la partie antérieure du conduit, s'étale sur toute la surface dorsale; au contraire, vers la région postérieure, elle diminue en surface et augmente en hauteur, prenant la forme d'une véritable papille, qui se termine en pointe à une certaine distance du pénis. Les cellules épithéliales de cette crête sont allongées perpendiculairement à la paroi du canal, et renferment des noyaux ovoïdes à chromatine peu dense.

« L'épithélium des autres régions du canal éjaculateur est excessivement plissé. Dans ces replis nombreux pénètrent des prolongements de la tunique propre. Aussi, en s'adressant à des coupes voisines de l'armure génitale, voit-on une structure à peu près identique à celle de l'intestin postérieur du *Cryptops* figuré par M. **Balbiani** dans son intéressant mémoire. »

J'ai insisté sur ces détails, parce que la crête dorsale dont je viens de faire mention, rapprochée de certaines particularités observées dans le conduit éjaculateur de l'Hydrophile, sont, à mon sens, les témoins incontestables de l'origine double et *primitivement paire* de cette partie de l'appareil générateur mâle des Insectes. **Palmen**, se basant sur des considérations d'un autre ordre, a le premier insisté sur la dualité de cet organe.

Chez l'Hydrophile, auquel nous revenons, après avoir fait cette petite diversion nécessaire, on constate que le canal éjaculateur à son origine présente une lumière à contours très irréguliers. Cependant elle ne tarde pas à se régulariser et déjà, dans la région qui précède l'ampoule éjaculatrice, elle affecte la forme d'une étoile à cinq branches (Pl. XVII, fig. 3). Cette disposition se continue ensuite jusqu'à l'armure génitale. Elle est due à la situation particulière qu'occupent les fibres musculaires longitudinales. Effectivement, ces fibres remplissent les secteurs circulaires (Pl. XVII, fig. 3) compris entre les branches de l'étoile.

Trois couches entrent dans la composition histologique de ce canal :

1° Une couche musculaire;

2° Une membrane propre ;

3° Un épithélium recouvert d'une cuticule.

Couche musculaire. — La musculature du canal éjaculateur est excessivement puissante et entre pour plus des trois quarts dans sa constitution.

Elle est représentée par deux plans de fibres striées : un premier plan de fibres circulaires forme un manchon externe continu (Pl. XVII, fig. 3, *a*). Cette couche à elle seule compose la moitié de l'épaisseur de la paroi. Immédiatement en dedans d'elle, on rencontre un second plan de muscles longitudinaux. Ceux-ci courent tout le long du conduit et sont groupés en cinq colonnes charnues triangulaires à base tournée en dehors. Elles occupent les secteurs de la circonférence et donnent à la lumière du tube son aspect étoilé.

J'ai fréquemment observé quelques fibres obliques servant de transition entre ces deux plans musculaires.

La membrane propre, appliquée à la face interne de la paroi musculaire, supporte un épithélium dont les caractères varient avec les régions que l'on considère.

Dans la partie initiale du canal éjaculateur, l'épithélium est représenté par de hautes cellules cylindriques (Pl. XVII, fig. 1). Le protoplasma de ces cellules, granuleux, homogène à la base (paraplasma) (Pl. XVII, fig. 1, *c*), devient, en s'approchant de

l'extrémité libre de la cellule fibrillaire, trabéculaire, se colorant plus fortement par les couleurs d'aniline (safranine).

La surface de cet épithélium est recouvert par une membrane continue homogène, d'une certaine épaisseur et qui se colore faiblement. Elle est hérissée de dents très fines (Pl. XVII, fig. 1, *a*). Cette membrane, insoluble dans une solution de potasse caustique, doit être par conséquent envisagée comme une intima chitineuse, formée par différenciation de la partie hyaloplasmique de la cellule épithéliale. La propriété chitinogène de cet épithélium est liée chez les Insectes à l'origine ectodermique de ce tissu. Dans les régions voisines de l'orifice sexuel, l'épithélium subit quelques changements qui, comparés aux parties que nous venons de décrire, nous font entrevoir par quel processus physiologique se produit la chitine.

L'épithélium de cette partie du canal éjaculateur est constitué par des cellules dans lesquelles on retrouve encore la couche paraplasmique appliquée contre la tunique propre (Pl. XVII, fig. 2, *g*). La couche hyaloplasmique s'est ici différenciée à sa surface en une zone indurée, très épaisse, chargée de chitine (Pl. XVII, fig. 2, *d*). En même temps les cellules se fusionnant par leur partie différenciée, leurs limites s'effacent et toute trace de texture cellulaire disparaît et se remplace par une stratification fibrillaire nette.

Remarquons encore que la safranine colore avec intensité les parties fortement chargées de chitine (Pl. XVII, fig. 2, *b*, etc.). Elle colore plus faiblement les parties de la cuticule qui sont en voie de chitinisation.

Ces deux types d'épithélium (Pl. XVII, fig. 1 et 2), pris à des niveaux différents dans le canal éjaculateur, ne se distinguent que par un stade moins avancé dans l'évolution chitinogène. Les cellules épithéliales de la partie postérieure du conduit éjaculateur ont conservé leur propriété dans toute leur intégrité, alors qu'au contraire, dans la partie initiale du canal, cette fonction s'est émoussée, s'est altérée et enfin, plus avant dans l'ectadénie, la même cellule (par son origine ectodermique), s'étant adaptée à d'autres fonctions, a complètement perdu la faculté de se chitiniser.

Ces faits confirment une fois de plus l'opinion admise aujourd'hui de ne pas considérer la chitine comme un simple produit de sécrétion, mais comme une partie du corps même de la cellule.

Si on plonge le canal éjaculateur de l'Hydrophile dans une solution chaude de potasse caustique, on ne tarde pas à obtenir (les divers tissus se désagrégeant) une sorte de fourreau membraneux, transparent, qui n'est autre que le revêtement chitineux. Ce fourreau, fendu longitudinalement, étalé sur une plaque de verre et examiné à un faible grossissement, nous fait voir sa face interne couverte de soies et de dents. En un point, sur la crête dorsale du canal, on constate une étroite rangée de longues soies (Pl. XVII, fig. 2, *a*) colorées en brun, disposée suivant une ligne droite courant tout le long de l'organe à partir du renflement ovoïde jusqu'au pénis. Ces soies sont fortement implantées, dirigées d'avant en arrière, formant une sorte de crête dentelée.

Nous pouvons homologuer cette dernière disposition à la crête dorsale mentionnée chez *Periplaneta orientalis*.

Nous avons déjà fait connaître précédemment l'interprétation à donner à cette disposition et les renseignements qu'on peut en tirer pour l'ontogénie et la phylogénie du canal éjaculateur.

En résumé donc, l'appareil génital mâle de l'Hydrophile est formé : de testicules, de canaux d'évacuation avec vésicules séminales et d'organes accessoires ne servant jamais comme réservoirs séminaux, mais fonctionnant comme glandes. Celles-ci sécrètent des substances destinées à l'accouplement.

Considérations générales

Au début de mes recherches entomologiques, en présence des nombreuses figures publiées par **Léon Dufour** sur l'appareil mâle des Coléoptères, je fus frappé, comme **Escherich** lui-même, de cette polymorphie[1]. Mais il me vint bien vite à l'esprit l'idée que toutes ces formes peuvent se grouper autour d'un ou de quelques

1. Pour plus de détails voir la figure de **Léon Dufour** dans les *Annales des Sciences naturelles*, 1825, t. VI, pl. 4, fig. 1.

types organiques simples ancestraux, desquels les autres proviennent.

Escherich éprouva du reste la même impression. Voici comment il s'exprime à ce sujet : « En présence du grand nombre de formes qu'affecte le système génital mâle des Coléoptères, je me suis demandé si elles ne peuvent pas, même les plus compliquées, se laisser ramener à une ou à quelques formes fondamentales. »

En vertu de sa simplicité, c'est l'appareil génital mâle des Carabicides qu'il faut envisager comme la forme type, suivant **Escherich**. Chez ces animaux effectivement la division physiologique et par suite la division organique est fort peu accusée : deux tubes aveugles dont l'extrémité libre produit les spermatozoïdes (testicules) et dont la base sert de vésicule séminale, débouchent chacun dans un canal borgne un peu plus volumineux.

Ces deux derniers canaux (glandes accessoires Fig., 3, A, E) s'unissent pour former un canal impair, le canal éjaculateur. Telle est, en peu de mots, la constitution excessivement simple de cet appareil chez le *Carabus*.

Palmen, dont nous avons déjà signalé les travaux, démontre que l'asymétrie de la partie terminale[1] des organes génitaux mâles chez les Coléoptères, qui s'est établie secondairement, a dû provenir phylogénétiquement d'un système accessoire primitivement pair. — Pour lui deux modes de développement sont donc possibles : ou

1° Par convergence des canaux déférents;

ou

2° Par invagination des téguments.

Escherich, se basant sur ses recherches, constate que chez les Carabicides toute la partie asymétrique impaire du système génital mâle se forme par invagination de l'ectoderme. Il remarque en outre que les canaux déférents débouchent séparément dans chaque ectadénie. L'invagination des téguments remonte jusqu'aux orifices des canaux déférents et les dépasse même, se conservant ainsi tout le long de l'ectadénie et prou-

1. Canal éjaculateur.

vant par ce petit parcours son origine symétrique et primitivement paire.

On peut faire les mêmes remarques pour le canal éjaculateur de l'Hydrophile et du Blaps.

D'une façon générale nous distinguerons donc dans tout système génital mâle de Coléoptères deux groupes d'organes :

1° Ceux qui dérivent de l'ectoderme;

2° Ceux qui dérivent du mésoderme.

Pour rendre bien compréhensible cette double origine, nous avons indiqué dans un tableau comparatif les organes qui proviennent du premier feuillet et ceux qui dérivent du mésoderme. Dressé d'après les idées que nous nous sommes faites personnellement sur cette question, nous désirons que ce résumé synoptique serve de base et d'aide pour l'étude de ces organes complexes chez d'autres Coléoptères.

Il est nécessaire de s'entendre sur la valeur exacte que nous donnons aux termes de mésoderme et d'ectoderme, de même qu'il est utile de faire savoir en peu de mots comment nous concevons le développement du système génital mâle.

D'après les recherches récentes d'**Heymons**, on voit au début du développement embryonnaire, alors que le blastoderme est à peine formé, en un point du feuillet ectodermique se détacher des cellules qui pénètrent dans l'intérieur du vitellus et se groupent pour donner naissance aux plaques germinatives. Ce sont les futures glandes génitales mâles ou femelles de l'adulte. Ensuite, dans un stade ultérieur, le mésoderme se constitue, des cellules s'en séparent, entourent les disques germinatifs, poussent des prolongements qui seront les conduits sexuels, les enveloppes du testicule ou de l'ovaire, et certaines glandes accessoires (celles qui sont en rapport direct avec les canaux déférents).

Ce sont ces dernières formations que nous considérons comme franchement mésodermiques.

La plupart des embryogénistes modernes font dériver le mésoderme du feuillet ectodermique. Nous pouvons donc conclure que, dans le sens absolu du mot, l'ensemble des organes générateurs mâles sont des différenciations de l'ectoderme. Le

testicule ou l'ovaire en serait une provenance directe. Les enveloppes de la glande sexuelle, les canaux déférents et certaines glandes accessoires du mâle, figurées par la lettre M dans notre tableau, seraient au contraire des différenciations éloignées de l'ectoderme ne s'organisant qu'aux dépens du feuillet mésodermique. — Nous considérons donc le testicule et les organes accessoires provenant du mésoderme comme des *formations primaires*. Tandis qu'il existe tout un groupe d'organes (pénis, armure génitale, canal éjaculateur et certaines glandes accessoires) qui naissent d'une invagination ectodermique de la partie postérieure de l'animal, invagination qui se produit beaucoup plus tard dans le cours du développement. Pour cette raison nous considérons ce second groupe d'organes comme une *formation secondaire*.

Tableau comparatif mettant en évidence l'origine commune des diverses parties du système génital chez Carabus, Blaps et Hydrophilus.

	CARABUS	BLAPS	HYDROPOHILUS
1° Organes provenant du mésoderme.	1° Canaux déférents fonctionnant comme vésicules séminales à la base.	1° Canaux déférents. 2° Glandes accessoires débouchant à la base des canaux déférents (Mésadénies). (Fig. 3, M.)	1° Canaux déférents. 2° Vésicules séminales. 3° Glandes accessoires en tube se divisant en trois branches. (Mésadénies). (Fig. 3, M.)
2° Organes provenant de l'ectoderme.	1° Pénis. 2° Armure génitale. 3° Canal éjaculateur. 4° Glandes accessoires en tube (Ectadénies). Les seules qui existent du reste chez cet animal. (Fig. 3, E.)	1° Pénis. 2° Armure génitale. 3° Canal éjaculateur. 4° Glandes scorpioïdes (Ectadénies). (Fig. 3, E.)	1° Pénis. 2° Armure génitale. 3° Canal éjaculateur. 4° Grandes glandes accessoires d'un blanc crayeux (Ectadénies). (Fig. 3, E.)

Si l'on jette un coup d'œil sur l'ensemble de cette étude comparative en s'aidant des figures schématiques qui s'y rattachent et que nous empruntons au travail d'**Escherich**, on acquiert bien vite la conviction que le même plan fondamental

préside à la construction de ce système chez le Blaps et l'Hydrophile, dont le Carabe est le type primordial simple. Les quelques divergences qui existent entre ces trois types de Coléoptères ne sont qu'apparentes et dues à ce que la *différenciation organique* est moyennement accusée chez le Blaps, atteint au contraire son maximum chez l'Hydrophile, alors qu'elle est à peine indiquée dans le Carabe.

De ces considérations générales on peut déduire qu'il est

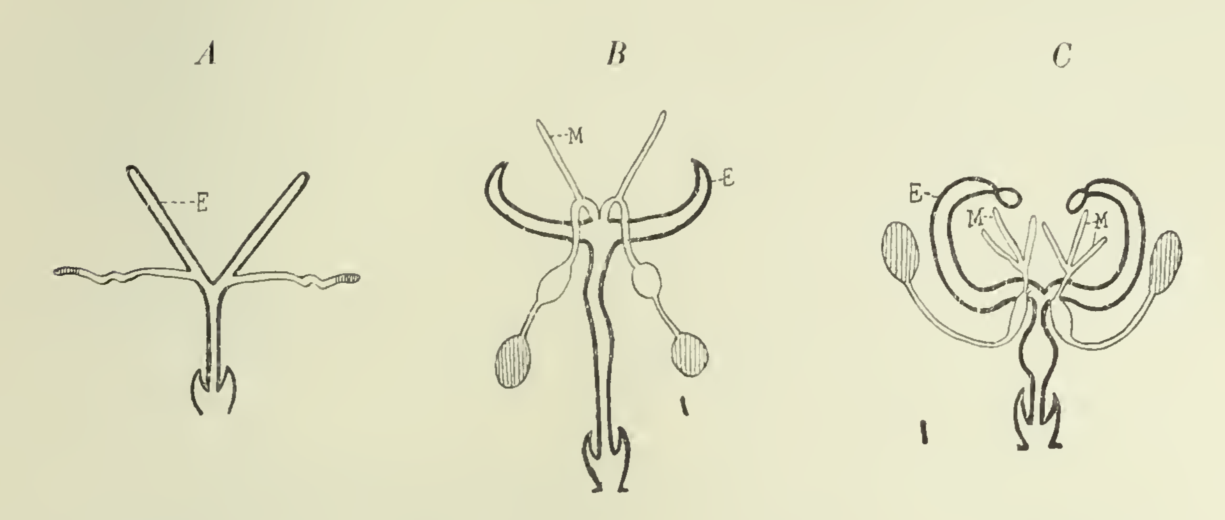


Fig. 3. — Système génital mâle du *Carabus*, *A* — du *Blaps*. *B* — de l'*Hydrophilus*, *C*. — Figures schématiques empruntées à Escherich et mettant en regard les parties homologues de ce système chez ces trois Coléoptères. — Les traits forts indiquent les organes d'origine ectodermique. — *M*. Mésadénies. — *E*. Ectadénies.

facile de faire dériver d'un type unique tel que le Carabe les nombreuses autres formes complexes du système génital des Coléoptères.

Du reste l'ontogénie et la phylogénie de ces organes plaident entièrement en faveur de cette manière de voir.

De ces discussions il résulte avec évidence que le système génital mâle des Coléoptères, quoique variant de forme d'une espèce à l'autre, est toujours construit suivant un type schématique simple qu'**Escherich** a trouvé dans les Carabicides et auquel il est toujours possible de ramener même les formes les plus différenciées, comme l'est le système génital mâle de l'Hydrophile.

Bibliographie.

1893. L. Auerbach. — Ueber merkwürdige Vorgänge am Sperma von *Dytiscus marginalis*. *Sitzungeber. d. k. preus. Akad. d. Wiss.* XVI.

1890. E.-G. Balbiani. — Études anatomiques et histologiques sur le tube digestif des Cryptops. *Arch. de Zool. exp. et gén.*, 2e série, t. VIII.

1897. E.-G. Balbiani. — Contribution à l'étude des sécrétions épithéliales dans l'appareil femelle des Arachnides. *Archives d'Anatomie microscopique*, t. I, fasc. 1.

1890. Ballowitz. — Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. I, Coleoptera. *Zeit. für wiss. Zool.*, Bd L.

1885-1886-1887. Beauregard. — Les Insectes vésicants. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie.*

1892. Blatter. — Sur l'histologie des organes annexes de l'appareil mâle chez *Periplaneta orientalis. Comptes rendus. Acad. d. sc.*

1832. Burmeister. — Handbuch der Entomologie. I, Berlin.

1824-1825-1826. L. Dufour. — Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Insectes coléoptères. *Ann. des sc. nat.*

1892. K. Escherich. — Die biologische Bedeutung der Genitalanhänge der Insekten. *Verh. d. zool.-bot. Ges. Wien.*

1893. K. Escherich. — Ueber die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Lucaniden und Scarabaeiden. *Wien. entom. Zeitung.*

1894. K. Escherich. — Anatomische Studien über das männliche Genitalsystem der Coleopteren. *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd LVII.

1885. Frenzel. — Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregenerationen. *Arch. mikr. Anat.*, Bd XXVI.

1820. F. Hegetschweiler. — De Insectorum genitalibus. *Inaug. Diss.*, Turici.

1891. Henneguy. — Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie.*

1821. Herrich-Schäffer. — De generatione Insectorum. *Inaug. Diss.*, Ratisbonne.

1895. Heymons. — Die Embryonal-Entwickelung von Dermapteren und Orthopteren. Iena.

1893. J. Kolbe. — Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin.

1881. G. Kraatz. — Ueber die Wichtigkeit der Untersuchung des männlichen Begattungsgliedes der Käfer für Systematik u. Artunterscheidung. *Deutsche entom. Zeitung*, p. 113-126.

1859. F. Leydig. — Zur Anatomie der Insekten. *Archiv für Anat.*

1891. F. Leydig. — Zur den Bagattungszeichen der Insekten. *Arbeiten aus dem zool. inst. Würzburg*, X.

1880. Minot. — Histology of the Locust and Criquet. *Second Report of the United-States Entomol. commission*, p. 183.

1886. Miall and Denny. — The structure and life-history of the Cockroach. London.

1882. F. Nusbaum. — Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten. *Zool. Anz.*, p. 637-643.

1884. Même auteur et même titre, Lemberg.

1849. Ormancey. — Recherches sur l'étui pénial considéré comme limite de l'espèce dans les Coléoptères. *Ann. d. sc. nat.*, 3e sér., Zool., t. XII.

1884. F.-A. Palmen. — Ueber paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten, mit 5 Tafeln.

1875. Ranvier. — Traité technique d'histologie.

1887. Ranvier. — Des vacuoles, des cellules caliciformes et des phénomènes intimes de la sécrétion du mucus. *Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, 21 mars.

1877. Régimbart. — Recherches sur les organes éjaculateurs et sur les fonctions génitales dans le *G. Dytiscus*. *Ann. de la Soc. entomol. de France*, p. 263-276, 1 Pl.
1860. Roussel. — Recherches sur les organes génitaux des Coléoptères de la famille des Scarabéides. *Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, t. L, p. 158-160.
1858. Sirodot. — Recherches sur la sécrétion chez les Insectes. *Ann. des sc. nat.*, 4e série, X, p. 141.
1847. Stein. — Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insecten. Berlin.
1828. Suckow. — Geschlechtsorgane der Insekten. *Heuzinger's Zeitschr. für organ. Physik*, II.
1737. Swammerdam. — Biblia naturæ sive Historia insectorum.
1893. C. Verhoeff. — Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente und die Kopulationsorgane der männlichen Coleopteren, ein Beitrag zur Kentnis der natürlichen Verwandtschaft derselben. *Deutsche entomol. Zeitschr.*, p. 113-170, 4 Taf.
1893. C. Verhoeff. — Kurze Bemerkung über die Bedeutung der Genitalanhänge in der Phylogenie. *Entom. Nachrichten.*
— Vogt et Yung. — Traité d'anatomie comparée.

Explication des figures de la planche XVII.

Fig. 1. — Coupe transversale du canal éjaculateur, pratiquée au niveau de sa partie initiale. Cette figure ne représente qu'une faible portion de la paroi dessinée à un fort grossissement d'après une pièce fixée par la liqueur de Flemming et colorée à la safranine. — Immersion à eau No 10 de Vérick. Gross. : 700.

a, Revêtement chitineux, homogène, légèrement coloré en rose pâle, qui semble nettement séparé de l'épithélium sous-jacent, dont il n'est en réalité qu'une différenciation. — On remarque par places de petites épines ou dents à la surface de cette cuticule; *b*, Zone à protoplasma lamellaire: *c*, Zone hyaloplasmique à plasma granuleux, située à la base de l'épithélium. Ces deux zones *b* et *c* ne sont pas franchement limitées, mais se fondent l'une dans l'autre; *d*, Noyaux épithéliaux; *e*, Tunique propre indiquée par une lame claire continue. — De distance en distance on y aperçoit de longs noyaux fusiformes; *f*, Couche musculaire à fibres longitudinales. — Les fibres circulaires placées plus en dehors ne sont pas représentées sur cette figure.

Fig. 2. — Coupe longitudinale médiane et dorsale du canal éjaculateur au voisinage de l'armure génitale. — Même technique et même grossissement que dans la figure précédente. — On constate une augmentation sensible dans l'épaisseur de l'épithélium, faite au dépens de la couche cuticulaire, qui ici est beaucoup plus développée.

a, Grosses soies chitineuses en forme de piquants largement implantés à à leurs bases; *b*, Aspect fibrillaire ou mieux lamellaire de la base de ces soies. Elles retiennent fortement les matières colorantes; *c*, Corps

sphériques globuleux se colorant en rouge par la safranine et localisés près de la surface de la cuticule. On doit considérer ces productions comme des dépôts fortement chargés de chitine; *d*, Couche lamellaire horizontale du plasma qui subit une différenciation chitineuse et qui se continue avec une structure identique du protoplasma de chaque cellule, comme on le voit en *e*. — On observe en outre que les frontières des cellules s'effacent insensiblement et finissent par disparaitre dans les parties où la chitinisation est avancée; *d*, *f*, Noyaux épithéliaux; *g*, Zone à plasma granuleux; *i*, Tunique propre; *h*, Muscles longitudinaux.

N. B. — Comparer ces diverses régions à celles de la figure 11.

Fig. 3. — Coupe transversale du canal éjaculateur, pratiquée au niveau de la partie médiane du renflement ovoïde A (voir la figure 1 qui se trouve dans le texte). La disposition étoilée de la lumière du canal est bien mise en évidence sur cette figure, faite à un faible grossissement pour montrer l'ensemble de la coupe. Gross. : 75.

a, Couche musculaire à fibres circulaires formant un anneau continu: *b*, Couche musculaire à fibres longitudinales occupant les secteurs de la circonférence; *c*, Épithélium recouvrant la face interne de la paroi musculaire et suivant ses moindres inflexions.

Fig. 4. — Coupe transversale d'une mésadénie au moment de la reproduction, faisant voir l'épithélium en pleine activité. L'alternance des groupes de longues cellules avec les cellules courtes saute à l'œil. Fixation au sublimé. Coloration au carmin boriqué. Gross. : 75.

a, Couche musculaire; *b*, Groupes de cellules épithéliales courtes et cylindriques; *c*, Groupes fasciculés des longues cellules épithéliales alternant avec les précédents; *d*, Substance sécrétée se colorant en rose pâle par le carmin boriqué.

Fig. 5. — Fragment de la paroi de la même mésadénie examiné à un fort grossissement (Gross. : 650). L'on aperçoit encore plus nettement ce dimorphisme cellulaire. Le protoplasma granuleux de ces cellules épithéliales renferme près de la surface (*a*) des vacuoles claires. On y remarque encore des globules habituellement plus nombreux que nous ne l'avons figuré.

a, Extrémité renflée des longues cellules épithéliales; *b*, Cellule épithéliale plus courte, rompue et expulsant son contenu; *c*, Noyaux de l'épithélium affectant le plus souvent une forme ovalaire; *d*, Tunique propre; *e*, Couche musculaire; *f*, Substance sécrétée que l'on voit nettement sortir des cellules épithéliales.

Fig. 6 — Ectadénie vésiculeuse coupée longitudinalement. On y constate de nombreuses vésicules (*c*) disposées autour d'un réservoir central dans lequel elles s'ouvrent librement, qui est le début du canal destiné à déverser le contenu de cette glande dans l'ectadénie cylindroïde. — La partie qui fonctionne comme canal présente un épithélium analogue à celui qui tapisse les ampoules glandulaires;

a, Fibres musculaires; *b*, Épithélium avec ses noyaux; *c*, Fragments de

cellules épithéliales tombés dans la cavité de la glande et y flottant dans un liquide transparent; *d*, Extrémité libre des cellules qui en se détachant donne les fragments cellulaires représentés en *a* et en *e*.

Fig. 7. — Portion fortement grossie de la glande précédente (Gross. : 750). — L'épithélium est composé de cellules claviformes, de longueurs variables. — Fixation par la liqueur de Flemming. — Coloration à la safranine.

a, Fibres musculaires sans orientations définies; *b*, Protoplasma granuleux, dense, homogène, accumulé à la base de la cellule et se colorant assez énergiquement. — Le reste du contenu cellulaire est représenté par un plasma moins dense se colorant moins fortement; *d*, prolongement cellulaire se dirigeant vers l'intérieur de la glande et affectant souvent la forme d'une massue, d'où le nom de cellules claviformes donné à ces éléments histologiques. L'extrémité libre de ces prolongements est généralement ovoïde. L'extrémité opposée, au contraire, se continue avec la base de la cellule, qui, elle, est cubique et attachée à la paroi glandulaire; *e*, Parties de cellules détachées de leurs bases et coupées dans différents sens; *f*, Noyaux épithéliaux; *g*, Bâtonnets flexueux quelquefois contournés en spirale qui conservent facilement les matières tinctoriales. — Ils occupent toujours le grand axe de la cellule, vont en se perdant aux deux bouts et sont ou des parties différenciées du plasma ou des plis de la paroi de la cellule. — Nos investigations ne nous permettent pas de nous prononcer sur la nature exacte de ces corps; *h* et *i*, Corps figurés, globuleux ou ovoïdes, à contours plus ou moins réguliers, occupant toujours l'extrémité libre de la cellule. Ce sont des corps grisâtres, homogènes dans lesquels nous n'avons jamais décelé de structure. Ils se colorent irrégulièrement par la safranine en rouge vif (*h*). On doit considérer ces formations comme des différenciations sur place du protoplasma, analogues aux globules colloïdes. *h*, Gouttelette graisseuse que l'on observe constamment à la base de chaque cellule épithéliale et colorée ici en gris noir par l'acide osmique.

Fig. 8. — Coupe transversale d'une mésadénie en dehors de la période sexuelle (décembre).

a, Couche musculaire; *b*, Épithélium formé par des cellules courtes, cylindriques qui, comparées à celles de l'organe en pleine activité (fig. 4 et 5), sont sensiblement différentes; *c*, Substance sécrétée.

Fig. 9. — Portion du même organe à un plus fort grossissement. Gross. : 650.

a, Couche musculaire doublée d'une tunique propre fort mince; *b*, Épithélium à cellules cylindriques de même taille et ne présentant pas le dimorphisme constaté sur la glande au moment de la reproduction; *d*, Surface épithéliale sans limite précise.

Fig. 10. — Coupe longitudinale d'un cul-de-sac glandulaire de l'ectadénie cylindroïde. Pièce fixée au sublimé et colorée au carmin boriqué.

a, Cellules épithéliales cylindriques à parois bien évidentes contenant un plasma riche en globules de dimensions variables; *b*, Cellule épithé-

liale ouverte et expulsant une partie de son contenu, destiné à former la substance sécrétée; *c*, Prolongement de la tunique propre entre deux cæcums glandulaires et servant de lame de soutien; *e*, Couche musculaire.

Fig. 11. — Coupe longitudinale et médiane intéressant la région où l'ectadénie vésiculeuse (fig. 1, D du texte) s'abouche dans l'ectadémie cylindroïde; *a*, Coupe de l'ectadénie vésiculeuse; *b*, Son épithélium à cellules claviformes; *d*, Prolongement de ces cellules (voir même lettre, fig. 7); *c*, Ectadénie cylindroïde avec son épithélium à cellules cylindriques; *e*, Fragments de cellules de la glande vésiculeuse arrivant jusque dans l'ectadénie cylindroïde et se mêlant à la substance sécrétée par cette dernière glande; *f*; *g*, Culs-de-sac glandulaires coupés dans diverses directions; *h*, Endroit où l'épithélium change brusquement de forme en passant d'une glande à l'autre.

Le gérant : **P. Bouchez.**

Coulommiers. — Imp. Paul BRODARD.

NOTE SUR L'ÉVOLUTION
D'ORGANES D'EMBRYONS DE POULET
GREFFÉS SOUS LA PEAU D'OISEAUX ADULTES

Par MM.

CH. FÉRÉ et **H. ELIAS**

Médecin de Bicêtre. Interne provisoire.

Planche XVIII.

Depuis plusieurs années l'un de nous [1] a entrepris des expériences relatives à l'évolution d'éléments de l'embryon de Poulet extrait de l'œuf au deuxième ou au troisième jour et introduits sous la peau d'un animal adulte de même espèce. On peut voir se former à la suite de ces greffes des tumeurs complexes volumineuses et persistantes : plusieurs subsistent depuis près de deux ans et ne présentent aucun signe de régression, augmentant même légèrement de volume. On trouve dans ces tumeurs divers tissus qui n'existaient pas au moment de la greffe. Dans les divers tératomes qui ont été examinés avec soin, on n'avait pas pu reconnaître d'organes distincts. Il était intéressant de voir si des organes spéciaux, déjà différenciés, greffés de la même manière que les jeunes embryons, étaient susceptibles d'une évolution ultérieure. Des expériences dans cette direction ont été entreprises depuis le commencement de l'année 1896 [2] et ont donné lieu à des résultats positifs.

1. Ch. Féré, Note sur la production expérimentale de tératomes. *Arch. d'anatomie microscopique*, t. I, p. 193, 1897.
2. Ch. Féré, Note sur des greffes sous-cutanées d'yeux d'embryon de Poulet. *C. R. Soc. de Biol.*, p. 626, 1897.

L'opération a consisté à introduire sous la peau de Poulets adultes, généralement dans la région pectorale, des yeux d'embryons vivants tirés de l'œuf au huitième jour de l'incubation. Tantôt il s'est agi d'un œil isolé, plus souvent d'un certain nombre d'yeux pris sur plusieurs embryons du même jour. On est frappé de ce que le plus souvent les yeux ainsi greffés conservent leur forme et leur consistance tout en restant mobiles sous la peau pendant plusieurs jours. Peu à peu ils se fixent en s'accolant s'ils ont été greffés plusieurs ensemble. Pendant quelques semaines on reconnaît facilement sous la peau leur coloration noire; puis cette coloration disparaît graduellement. Quand l'œil greffé a conservé sa forme pendant une semaine, il n'arrive guère qu'il se résorbe; on le voit augmenter de volume. S'il s'agit d'une collection d'yeux, ils s'accolent et forment une sorte de grappe dont chaque grain augmente pour son compte en conservant le plus souvent sa forme; d'autres fois la pression réciproque modifie plus ou moins les masses globuleuses. A mesure qu'elles vieillissent, ces masses prennent une consistance plus dure; la paroi des petits kystes est résistante, éveillant l'idée d'une structure fibro-cartilagineuse.

L'augmentation de volume des kystes oculaires peut être assez considérable. La photographie ci-jointe (Pl. XVIII) donne la représentation d'une tumeur du flanc présentée à la Société de Biologie[1] 16 mois après la greffe; elle est constituée par des masses sphériques accolées dont plusieurs ont 7 ou 8 millimètres de diamètre, tandis que l'œil de l'embryon au huitième jour ne dépasse guère 3 millimètres de diamètre.

Les yeux greffés isolément paraissent se résorber plus facilement; cependant parmi ceux qui ont été greffés par groupes, plusieurs disparaissent ou se déforment au point de devenir méconnaissables.

Quand on enlève ces tumeurs, on voit que les petits kystes sont remplis d'un liquide visqueux, incolore ou jaunâtre, qui rappelle par sa consistance l'humeur vitrée. La paroi, quelquefois très mince et souple, est plus souvent résistante. On y

1. Ch. Féré. *loc. cit.*, p. 627.

trouve d'ailleurs du tissu cartilagineux hyalin à cellules rondes analogue à celui que l'on décrit dans la sclérotique des Oiseaux adultes. Il est rare que l'on trouve un point noir dans l'épaisseur des parois des kystes.

Le résultat de ces expériences est de montrer que ce n'est pas seulement pendant les premiers jours de l'incubation que les tissus de l'embryon greffé peuvent donner lieu à une évolution ultérieure. Un fait digne de remarque, c'est la disparition rapide

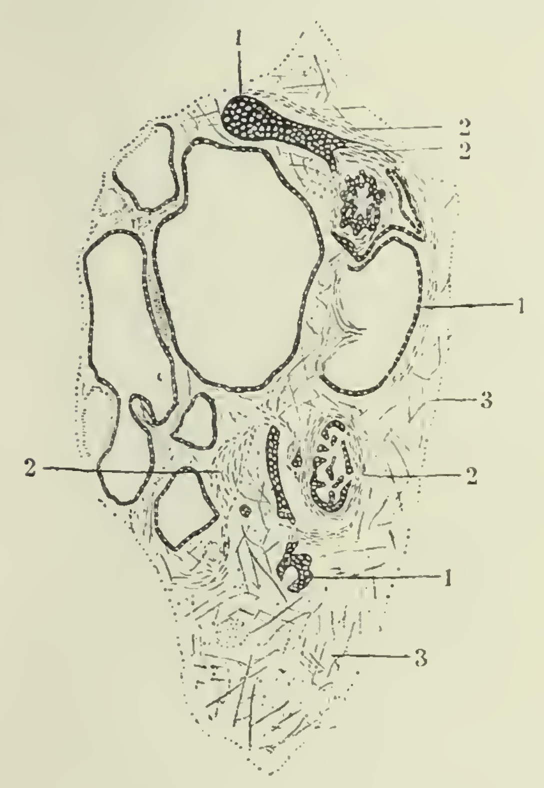


Fig. 1. — *Tumeur jeune enlevée un mois après la greffe.* — 1. Cartilage hyalin; 2, fibres musculaires; 3, tissu conjonctif (grossissement 100 fois, dessin à la chambre claire).



Fig. 2. — *Tumeur jeune, enlevée six semaines après la greffe.* — 1. Cartilage; 2, fibres musculaires lisses; 3, kystes dont la paroi est en partie cartilagineuse (grossissement 100 fois, dessin à la chambre claire).

des éléments pigmentaires et l'évolution du globe considéré dans sa masse et dans sa constitution histologique.

La note actuelle a pour but de définir avec un peu plus de précision l'évolution de l'organe embryonnaire greffé.

Les figures 1 et 2 représentent des coupes de deux tumeurs développées à la suite de la greffe de 8 et 10 yeux d'embryon de Poulet au huitième jour; la première a été enlevée au bout d'un mois, la seconde au bout de six semaines.

Dans ces deux préparations on remarque, au milieu d'un tissu cellulaire lâche et de nombreuses traînées de fibres musculaires lisses, deux sortes de productions :

1° Des kystes dont les uns sont arrondis et dont les autres

sont plus ou moins déformés par la pression réciproque. La paroi des kystes est constituée en certains points par des cellules arrondies très rapprochées les unes des autres et réunies par une substance amorphe se colorant facilement par les réactifs; en d'autres points, la paroi est nettement formée de cartilage hyalin et se continue d'une façon insensible avec les couches extérieures. Dans quelques kystes, la paroi est cartilagineuse dans toute son étendue.

2° Des plaques allongées de cartilage hyalin, indépendantes des kystes.

Ces kystes représentent les globes oculaires dont les tissus d'origine ectodermique ont disparu; le cristallin et la rétine ne laissent pas de traces; les éléments mésodermiques, au contraire, ont proliféré : la paroi cartilagineuse des kystes représente la sclérotique. Quant aux plaques cartilagineuses qui ne constituent pas la paroi de kystes, on peut les attribuer à des éléments de l'orbite qui seraient restés attachés aux yeux au moment de la greffe; mais leur formation peut s'expliquer aussi bien par l'évolution d'une portion de globe oculaire partiellement détruit, d'autant mieux que leur structure est identique à celle des lames cartilagineuses qui constituent la paroi des kystes.

La figure B (Pl. XVIII) est la représentation photographique d'une tumeur du même genre seize mois après la greffe. On y voit accolées sous la peau quatre tumeurs secondaires qui ont à peu près chacune 8 millimètres de diamètre, d'une consistance kystique, et régulièrement arrondies. La coupe d'une de ces tumeurs secondaires est représentée dans la figure 4, où on voit un développement considérable de cartilage hyalin. Il existe aussi de nombreuses fibres musculaires comme dans les tumeurs récentes; mais le tissu conjonctif, au lieu d'être lâche, est sclérosé et formé de fibres à direction parallèle.

La figure 3 représente deux coupes d'une tumeur enlevée seize mois après la greffe des yeux d'embryon et décalcifiée. La coupe totale, qui montre bien la disposition kystique, est dessinée à un grossissement de 25 fois, la coupe partielle à un grossissement de 100 fois. On y remarque la présence de plusieurs nodules

osseux dont un est très volumineux et forme une véritable plaque. A côté des nodules osseux, on trouve des masses cartilagineuses moins abondantes que dans les tumeurs plus récentes et même au centre d'un de ces points on trouve un noyau étoilé d'ossification, entouré d'éléments cartilagineux. Les fibres musculaires lisses existent en abondance et forment des couches assez denses entourant de préférence les noyaux osseux et cartilagineux. Le pigment a encore complètement disparu;

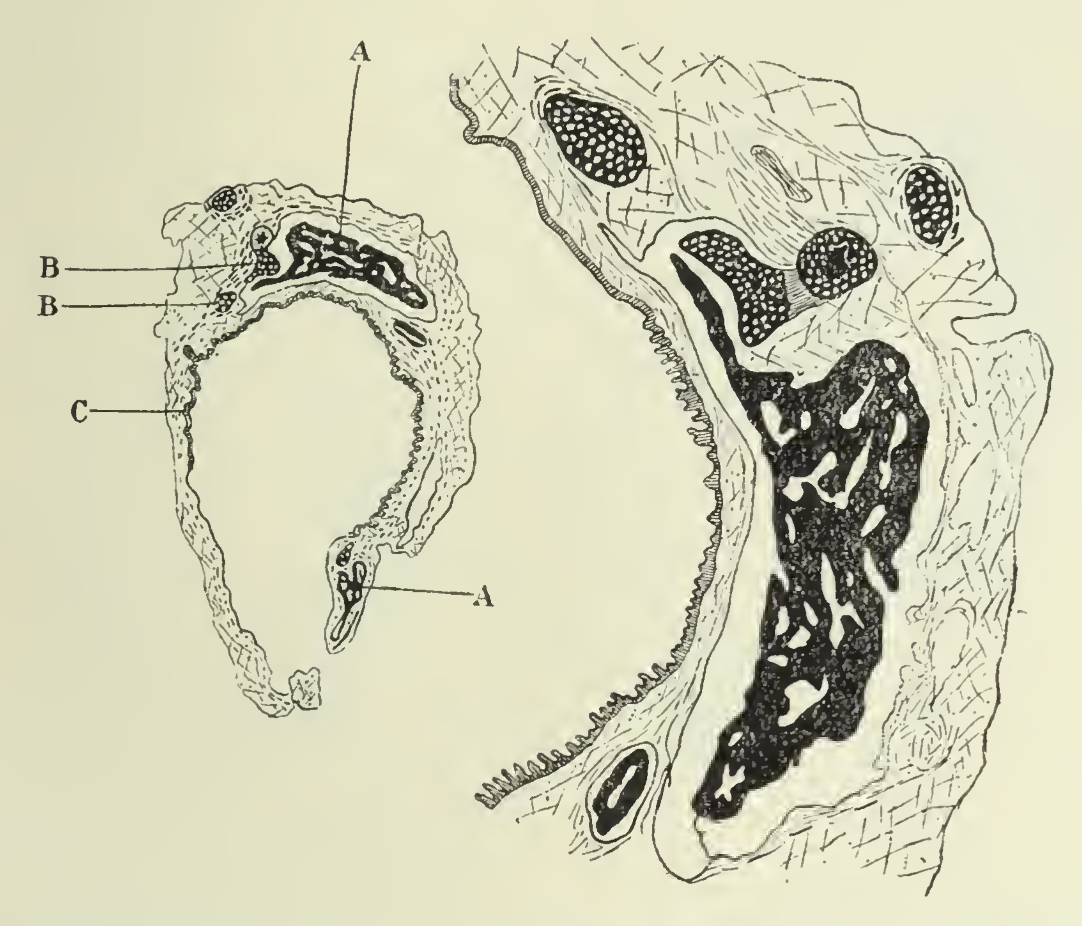


Fig. 3. — *Tumeur vieille de seize mois.* — A gauche, coupe totale montrant les dispositions du kyste; A, plaques osseuses; B, cartilages; C, épithélium stratifié (grossissement 25 fois). A droite, segment de la coupe précédente grossi 100 fois (dessin à la chambre claire).

mais on voit que l'ectoderme est représenté par une couche d'épithélium stratifié presque continue qui tapisse la cavité du kyste.

La figure 4 représente la coupe d'un quart d'une tumeur enlevée un an après la greffe; le cartilage y a pris un développement considérable; les fibres musculaires lisses y sont aussi nombreuses; le tissu conjonctif, au lieu d'être lâche comme sur les tumeurs récentes, est formé sur plusieurs points de fibres conjonctives à direction parallèle.

L'intérêt du développement de ces tumeurs s'accroît si on

considère la constitution de l'œil de l'embryon de Poulet, au moment de la greffe. La figure 5 représente un œil d'embryon au huitième jour coupé obliquement dans son orbite, d'avant en arrière et de dedans en dehors. La coupe n'a intéressé que les éléments du globe oculaire avec un revêtement ectodermique continu à la périphérie. On voit sur cette coupe le cristallin, la rétine, une couche épaisse de pigment et enfin,



Fig. 4. — *Tumeur vieille d'un an.* — 1, cartilage hyalin; 2, fibres musculaires lisses; 3, tissu conjonctif lâche; 4, tissu fibreux (grossissement 100 fois, dessin à la chambre claire).

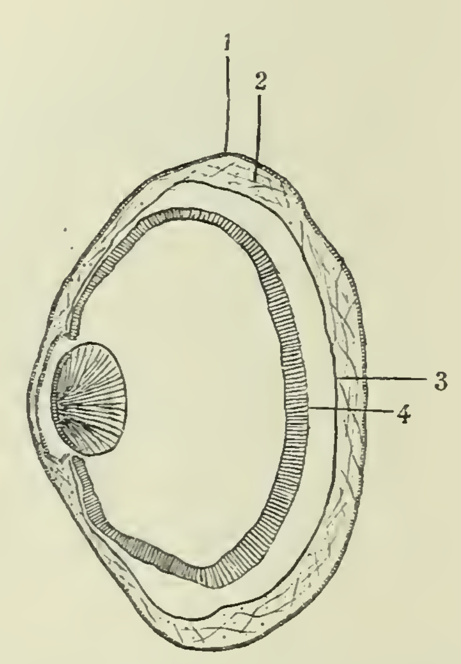


Fig. 5. — *Coupe oblique dans son orbite d'un œil d'un embryon de huit jours.* — 1, ectoderme; 2, tissu conjonctif mésodermique intermédiaire entre la paroi du crâne et l'œil; 3, couche pigmentée; 4, rétine (grossissement 250 fois, dessin à la chambre claire).

entre cette dernière et l'ectoderme, du tissu conjonctif lâche qui plus tard, en se différenciant, produira la sclérotique. Mais à cette date : 1° la sclérotique n'est pas encore constituée; 2° le tissu cellulaire qui produira plus tard la différenciation, la sclérotique, est lâche et ne contient pas la moindre trace de cartilage; 3 il existe une couche importante de pigment.

Les préparations analogues, qui ont été faites successivement sur des embryons plus âgés d'un jour, nous ont montré que dans les conditions de nos études, sur des œufs couvés dans des étuves à 38°, le cartilage n'apparaît pas dans le sclérotique

avant le onzième jour et on ne rencontre aucun élément osseux dans la préparation.

On se rendra encore mieux compte du développement du cartilage dans les yeux greffés si on considère, sur une coupe d'un œil de poussin âgé de vingt-quatre jours, l'épaisseur de la sclérotique cartilagineuse.

La figure 6 représente une coupe antéro-postérieure intéressant la cornée en avant et le nerf optique en arrière. Nous y

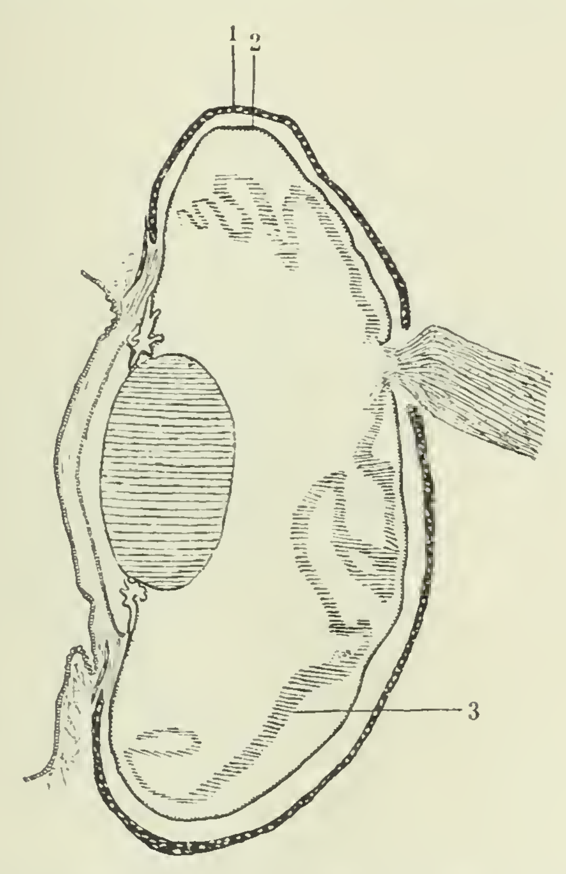


Fig. 6. — *Coupe antéro-postérieure de l'œil d'un poussin éclos depuis vingt-quatre jours.* — 1, sclérotique cartilagineuse; 2, couche pigmentée; 3, rétine plissée (grossissement 50 fois, dessin à la chambre claire).

trouvons les éléments déjà représentés dans la figure précédente, mais à un état de développement plus complet. Le cristallin avec ses plexus ciliaires, la rétine plissée au cours des manipulations et décollée de la couche sous-jacente, et enfin la couche pigmentaire bien constituée, doublant au niveau du cristallin la face postérieure des plexus ciliaires. En outre de nouveaux éléments ont apparu. En avant, la cornée, revêtue sur sa surface d'un épithélium. En dehors, la sclérotique exclusivement cartilagineuse, formée d'une couche continue de cartilage hyalin. La choroïde avec ses vaisseaux, entre la couche pigmentaire et la sclérotique, n'a pas été représentée sur le dessin.

Si l'on compare l'épaisseur de la sclérotique cartilagineuse

sur cet œil de vingt-quatre jours, en tenant compte de la différence de grossissement, on pourra apprécier l'importance du développement du cartilage dans les tumeurs.

Ces expériences montrent que, tandis que des éléments que, dans d'autres circonstances [1], on a vu persister et pulluler, comme les éléments pigmentés, ont totalement disparu, d'autres au contraire ont continué leur évolution et se sont différenciés. On peut considérer leur persistance comme indéfinie : des greffes du 31 mars 1896 persistent sans changement depuis leur troisième mois.

Ce n'est pas seulement l'œil qui peut présenter ces phénomènes d'évolution ultérieure à la greffe. Les autres parties du corps de l'embryon au huitième jour sont susceptibles de présenter une évolution analogue. L'un de nous a montré le 20 octobre dernier à la Société de Biologie [2] une Poule qui avait reçu, le 6 juillet, un embryon décapité de huit jours de chaque côté de la poitrine. On trouvait sur le flanc droit une masse irrégulière qui avait la consistance d'un os sur certains points, plus molle ou même kystique sur d'autres. Cette masse avait 3 centimètres de longueur sur 2 de largeur. A son pourtour on sentait des saillies irrégulières de consistance osseuse. En dedans, on trouvait sous la peau une petite masse osseuse isolée qui avait la forme et la consistance d'un petit os long. Ce petit os, qui avait 12 millimètres de long le 14 août, en avait 18 le 20 octobre. Au côté gauche, il y a eu une résorption complète de la greffe. La même Poule avait reçu dans les appendices sous-auriculaires, le 20 août, deux autres greffes d'embryons entiers aussi de huit jours. Il existait de chaque côté une tumeur qui frappait à première vue : celle de droite avait 18 millimètres de diamètre dans les deux sens ; celle de gauche, 20 millimètres. Ces deux tumeurs irrégulières, garnies d'aspérités, présentaient une consistance dure, osseuse au niveau des aspérités, indiquant

1. E. Goujon, Études sur quelques points de physiologie et d'anatomie pathologique. *Thèse*, 1866, *Gaz. des hôp.*, 1867, p. 85. — G. Martin, De la durée et de la vitalité des tissus, et des conditions d'adhérence des restitutions et transplantations. *Thèse*, 1873.

2. Ch. Féré, Nouvelles expériences relatives aux inclusions fœtales. *C. R. Soc. de Biol.*, p. 861, 1897.

une constitution tout à fait différente de la masse gélatiniforme qui a été greffée. L'aspect de ces tumeurs a été reproduit par la photographie le 5 octobre (fig. A, Pl. XVIII). L'animal, qui ne paraissait avoir aucunement souffert de ces tumeurs, succomba, à la suite d'une autre expérience [1], soixante-quinze jours après la greffe qui avait donné lieu au développement de ces tumeurs.

La tumeur de l'appendice sous-auriculaire gauche a été coupée après décalcification.

On voit sur la coupe d'un quart de la tumeur, représentée



Fig. 7. — *Fragment de tumeur développée dans l'appendice sous-auriculaire.* — A. kyste à parois à épithélium cylindrique; B. masse osseuse.

dans la figure 7, des masses osseuses à contours irréguliers qui se rencontrent également dans toutes les parties de la tumeur au voisinage de kystes nombreux et très variables par leur volume et leur forme. Tous ces kystes sont entourés d'une couche épaisse de tissu conjonctif et de nombreuses fibres musculaires lisses. Un de ces kystes présente une particularité importante : sa face interne est tapissée par un épithélium cylindrique. A un fort grossissement on voit que cet épithélium

1. Ch. Féré, Note sur la réaction des Poulets aux greffes d'embryon. *C. R. Soc. de Biologie*, p. 990, 1897.

émet des prolongements analogues à des villosités. En outre, près de la base existent des cellules hautes, réunies en cercle et limitant une lumière centrale contre l'orifice d'une glande. Dans d'autres régions de la tumeur, qui ne sont pas représentées sur la coupe, on trouve des noyaux cartilagineux.

Explication de la planche XVIII.

Fig. 1. — Photographie de face de la Poule avec des tumeurs développées de chaque côté dans les appendices sous-auriculaires.

Fig. 2. — Photographie d'une tumeur développée sous la peau du flanc et constituée par la réunion de quatre masses globuleuses (seize mois après la greffe).

NOTES CYTOLOGIQUES

Par **A. PRENANT**
Professeur à la Faculté de Médecine de Nancy.

Planche XV-B.

IV

Deux faits d'action morphogène réciproque ou d'induction vitale entre éléments cellulaires.

Depuis que **W. Roux** [1] a mis l'action morphogène parmi les principes les plus puissants qui gouvernent l'évolution des organismes, et que **Bard** [2], d'autre part, a montré l'existence d'une induction vitale qui s'exerce sur les divers organes, tissus et éléments cellulaires, la biologie cellulaire tout comme la biologie générale doit compter avec ces deux influences, et doit enregistrer des phénomènes d'action morphogène réciproque et d'induction vitale des cellules, comme elle enregistre ceux d'hérédité cellulaire, d'adaptation des cellules au milieu extérieur. Voici deux faits qui rentrent dans cette catégorie de phénomènes morphogènes et inducteurs et dont la relation par conséquent pourra offrir quelque intérêt. Je les ai observés au cours de recherches, non encore terminées, sur le développement du thymus et de la glande thyroïde des Reptiles. Il ne

1. W. Roux, Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. Leipzig, 1895.
2. L. Bard, Induction vitale ou de l'influence spécifique à distance des éléments cellulaires les uns sur les autres. *Arch. de méd. expér. et d'anat. pathol.*, 1890.

serait peut-être pas difficile de trouver dans la littérature scientifique des faits d'histologie ou d'embryologie pouvant se ranger à côté des précédents.

Description. — 1° Des coupes intéressant l'ébauche médiane du corps thyroïde chez des embryons de *Callopeltis Æsculapii*, dont la tête mesurait 45 millimètres du museau au vertex, montrent cette ébauche sous la forme d'une vésicule à paroi épaisse, formée de hautes cellules cylindriques dont les noyaux sont placés à différentes hauteurs. Le protoplasma de ces cellules est absolument farci de grains graisseux, de volume variable, noircis par le liquide de Flemming. Pour le noter en passant, l'état graisseux de l'ébauche de la glande thyroïde médiane m'a paru être très fréquent, sinon constant, chez les embryons de Reptiles, bien qu'il s'agisse d'un organe qui n'est nullement voué à l'atrophie, mais qui doit au contraire prendre dans la suite un développement considérable. D'ailleurs, çà et là, ces cellules, dont la vitalité n'est nullement affaiblie, présentent des figures mitotiques. Si l'on suit le pédicule qui rattache encore la vésicule thyroïdienne à l'épithélium pharyngien, on constate que les cellules de ce pédicule sont, elles aussi, très chargées de graisse. A l'endroit où le pédicule thyroïdien entre en connexion avec l'épithélium de la paroi ventrale du pharynx, cet épithélium offre encore le même caractère que la vésicule et le pédicule de la glande thyroïde médiane ; ses cellules, dont quelques-unes sont en division, sont graisseuses, quoique à un moindre degré que les éléments thyroïdiens eux-mêmes ; à mesure qu'on s'éloigne du point d'implantation du pédicule, les grains graisseux se font de plus en plus rares dans les cellules de la paroi ventrale du pharynx et finissent par disparaître. Non seulement la paroi ventrale, mais encore la paroi dorsale du pharynx, vis-à-vis du point d'attache du pédicule thyroïdien, offre en même temps que des figures mitotiques des signes de transformation graisseuse du protoplasma cellulaire, bien que cette paroi soit séparée de l'ébauche thyroïdienne, de son pédicule et de sa matrice pharyngienne par la cavité du pharynx (il est vrai peu large à cet endroit, où elle est fortement comprimée dans le sens dorso-ventral) bien qu'elle

n'ait par conséquent avec ces parties aucun rapport de continuité, ni même de contiguïté, se trouvant seulement en leur voisinage. Quant au tissu mésenchymateux qui environne l'ébauche thyroïdienne et la sépare de la paroi ventrale du pharynx, ses cellules sont indemnes de dégénérescence graisseuse.

J'ai retrouvé le même fait chez un embryon de *Tropidonotus natrix* dont la tête mesurait 4 millimètres du vertex au museau; chez cet embryon, l'ébauche thyroïdienne médiane était déjà bilobée. Il en était aussi de même chez un *Lacerta viridis* de 2 millim., 5 de longueur de tête (du vertex au museau) et chez des *Anguis fragilis* de 10 millimètres de largeur totale.

2° Le second fait sur lequel je désire attirer l'attention est emprunté au développement des glandules thyroïdiennes chez *Anguis fragilis*. On sait, depuis les recherches de **de Meuron**[1], que, chez les Sauriens, l'une des ébauches des glandules thyroïdiennes (glandules thyroïdes accessoires de **de Meuron**) s'atrophie, en subissant des phénomènes dégénératifs qui n'ont pas encore été étudiés en détail. Ce que **de Meuron** a constaté chez le Lézard, il est facile de l'observer aussi chez l'Orvet. Chez des embryons d'*Anguis fragilis* mesurant de 24 à 30 millimètres de longueur totale, on peut assister à la régression totale de l'organe. On voit alors que le protoplasma des cellules épithéliales qui composent l'ébauche glandulaire est semé de grains plus ou moins volumineux, colorés en rouge ou en vert (par la safranine ou le vert lumière); quelques éléments sont en voie de mitose, sans que je veuille décider de la qualité des mitoses et dire si elles sont ou non dégénératives. Le tissu mésenchymateux dans lequel l'ébauche glandulaire est plongée offre, jusqu'à une certaine distance de cette ébauche, les mêmes signes de dégénérescence, tout en présentant aussi des cellules en état mitotique.

Interprétation des faits. — L'analyse des circonstances dans lesquelles se sont produits les deux faits que je viens de signaler

1. De Meuron, Recherches sur le développement du thymus et de la glande thyroïde. *Rec. zool. suisse*, III, 1886.

montre que ces circonstances étaient différentes dans les deux cas.

Dans le cas de la glande thyroïde médiane, tout un territoire épithélial, formé d'ailleurs de cellules proches parentes les unes des autres, et comprenant la vésicule thyroïdienne, le pédicule thyroïdien et la paroi ventrale du pharynx, génératrice de la glande thyroïde, tout ce territoire est affecté de la même modification graisseuse du protoplasma cellulaire. Que ces cellules, qui sortent de la même souche, soient frappées de la même transformation dégénérative, l'hérédité peut en rendre compte d'une façon presque satisfaisante. La difficulté d'une explication demandée à l'influence héréditaire devient plus grande avec les cellules de la paroi dorsale du pharynx; car elles n'ont avec les précédentes qu'une parenté éloignée et sont tout à fait étrangères à la genèse des éléments thyroïdiens. Malgré cela elles n'en présentent pas moins la même modification essentielle du protoplasma que les cellules thyroïdiennes : assimilation formelle que l'hérédité est impuissante à expliquer, et pour la production de laquelle il faut faire appel à un autre facteur. Il me semble que c'est le cas de faire intervenir ces forces, il est vrai un peu mystérieuses, qu'on a nommées *action morphogène*, *induction vitale*, et qui consistent dans une influence en quelque sorte catalytique des cellules les unes sur les autres, qui modèle les cellules sur leurs voisines.

En observant que ces modifications sont limitées à la partie de l'épithélium dorsal qui est le plus rapprochée des organes thyroïdiens et de leur matrice pharyngienne, on jalonnera ainsi une sphère d'influence morphogène, un territoire d'induction vitale, et on se rendra compte de l'étendue matérielle du terrain d'action morphogène et par là de la puissance de l'influence modificatrice.

De plus, si on remarque que l'épithélium dorsal du pharynx est séparé de la paroi ventrale par la cavité de l'organe, on prendra une notion sommaire du mode de propagation et de la nature de l'influence morphogène; ayant pu se propager à travers un espace vide de cellules et non organisé, à travers le vide cellulaire, cette influence apparaît comme une sorte d'effluve vitale.

Dans le deuxième cas, celui de la glandule thyroïdienne en voie d'involution, les conditions sont différentes, et par le fait deviennent encore plus démonstratives de l'existence d'une action morphogène. Il s'agit ici en effet d'éléments de deux sortes bien différentes, les uns étant d'origine épithéliale, les autres de nature mésenchymateuse. Malgré cette différence ontogénétique, ces éléments ont été semblablement atteints. Plus que jamais, l'hérédité doit être écartée et plus que jamais l'action de présence de certaines cellules sur d'autres devient manifeste. La sphère de l'action morphogène est ici très bien délimitée; on en peut mesurer le rayon; elle a pour centre le centre même de l'ébauche glandulaire et de là s'étend sur une longueur donnée dans le mésenchyme ambiant.

Ainsi, dans ces deux cas, malgré l'interposition d'un espace vide, malgré l'éloignement génétique des cellules, une même influence s'est étendue dans un certain rayon, sur tout un territoire, frappant de la même façon toutes les cellules qui s'y trouvaient comprises et produisant sur toutes les mêmes effets.

On peut rapprocher les faits qui précèdent des observations bien connues de divisions cellulaires par foyers, et surtout des faits constatés par **Bouin** dans ses recherches sur les dégénérescences cellulaires présentées par le testicule jeune et sur l'atrophie expérimentale du tube séminifère[1].

On sait que dans le testicule d'un animal quelconque, l'Écrevisse, le Cobaye, par exemple, toutes les cellules, dans un même tube séminifère ou dans un groupe de plusieurs tubes, se trouvent à un moment donné en division ou même à un stade identique de la division, tandis que dans les tubes voisins elles sont parfaitement quiescentes. L'action morphogène, l'induction vitale rendent bien compte de la localisation des mitoses à des foyers circonscrits.

1. P. Bouin — *a*. De quelques phénomènes de dégénérescence cellulaire dans le testicule jeune des Mammifères. *Bibl. anat.*, n° 4, 1895; — *b*. A propos de quelques phénomènes de dégénérescence dans les cellules en activité karyokinétique du testicule jeune des Mammifères. *Bibl. anat.*, n° 2, 1896. — *c*. Étude sur l'évolution normale et l'involution du tube séminifère. *Arch. d'anat. microsc.*, I, fasc. 2 et 3, 1897; — *d*. Phénomènes cytologiques anormaux dans l'histogénèse et l'atrophie expérimentale du tube séminifère. *Thèse de Nancy*, 1897.

Bouin a d'autre part constaté que la dégénérescence, de même que la division, se fait aussi par régions testiculaires, que chacune de ces régions peut subir un mode régressif différent, que dans chacune d'elles certaines catégories cellulaires peuvent présenter en bloc les mêmes manifestations pathologiques. Il a vu que des territoires testiculaires se distinguent les uns des autres par le type et le résultat ultime de leur involution régressive. Il existe une assimilation morphologique entre les éléments de ces territoires testiculaires. Tous s'y trouvent au même degré de dégénération : des amitoses de spermatides localisées dans une collection d'éléments cellulaires voisins; des clivages sur les cellules de soutien dans un segment seulement de la circonférence du canalicule. La délimitation d'un territoire, l'ad-similation formelle dans un territoire donné ne peuvent s'expliquer que si l'on admet des sphères d'influence morphogène comprenant dans une région plus ou moins étendue une ou plusieurs catégories cellulaires. Mais l'hérédité à côté de l'action morphogène peut aussi dans ces cas entrer en jeu. La parenté étroite des cellules du tube séminifère atteint par la nécrobiose rend compte en effet déjà en partie de la similitude des effets, car « sœurs dans leurs manifestations physiologiques, elles le sont encore dans leurs manifestations pathologiques ».

Mais voici où l'hérédité ne peut plus rien expliquer. Dans les espaces intertesticulaires, au voisinage des tubes dont les cellules de Sertoli sont en pleine activité amitotique, quelques cellules interstitielles peuvent présenter le même état amitotique et se strier en long par la double ligne caractéristique du clivage, « comme si la même idéation, pour le même mode d'activité reproductrice, s'emparait des seconds éléments à la suite des premiers ». Dans cette observation de Bouin, l'action morphogène doit être seule intervenue. « On ne peut songer exclusivement, dit l'auteur, au facteur ontogénique qui peut rendre une même famille cellulaire passible des mêmes manifestations pathologiques, puisque le même processus morbide peut s'étendre à plusieurs catégories de cellules différentes... Il s'agit là comme de sphères d'influences, pouvant s'étendre plus ou moins loin sur un nombre plus ou moins grand de cellules...

Les nids de mitoses anormales, d'amitoses, de formes dégénératives multiples, d'involutions embryonnaires, etc., sont des exemples d'une semblable réaction morphogène locale. »

Si l'on cherche à classer ces divers faits d'induction vitale cellulaire en une série croissante suivant que l'induction s'y dégage plus ou moins nettement des autres influences possibles, on les placera par exemple de la façon suivante.

Le degré inférieur de la série sera occupé par les divisions indirectes normales ou anormales se faisant en foyers, et par les dégénérations en territoires constatées par **Bouin** dans l'atrophie expérimentale du testicule. Ici, les éléments ayant la même origine, il est possible que l'hérédité ait agi fortement comme cause adjuvante de l'action morphogène.

Puis viendrait, formant une nouvelle catégorie, le fait observé par moi dans l'ébauche de la glande thyroïde, où l'action morphogène s'est étendue à distance sur des éléments de même origine, quoique de parenté assez éloignée, où par conséquent l'hérédité n'a pu exercer qu'une influence très atténuée pour produire la similitude des effets dans les diverses cellules.

Enfin dans une dernière catégorie figureront : le fait anatomo-pathologique de **Bard**, qui a vu dans une tumeur mixte épithéliale, formée d'épithélium cylindrique et d'épithélium pavimenteux, le tissu connectif voisin subir d'une façon variable l'action morphogène, suivant qu'il était soumis à l'induction différente de l'une et l'autre variétés épithéliales de la tumeur ; — l'observation de **Bouin**, où les cellules interstitielles du testicule, au voisinage de nids de divisions amitotiques des cellules de Sertoli, ont offert les mêmes phénomènes d'amitose ; — le fait constaté par moi dans l'ébauche de la glandule thyroïdienne en voie d'atrophie, où les cellules mésenchymateuses autour de l'ébauche épithéliale ont subi la même dégénérescence que l'épithélium même. Dans cette dernière catégorie de faits, nous voyons l'influence héréditaire devenir nulle, et l'action morphogène ou induction vitale rester seule en présence pour expliquer le phénomène.

Explication des figures de la planche XV-B[1].

Fig. 1. — Ébauche de la glande thyroïde chez un embryon de *Callopeltis Æsculapii*, long. de la tête, du museau au vertex, 4 mm., 5. Liquide de Flemming, safranine et vert lumière, 186 D; — *d*, paroi dorsale du pharynx; *v*, paroi ventrale; *th*, vésicule thyroïdienne : le pédicule thyroïdien n'est pas intéressé par la coupe; *m*, tissu mésenchymateux.

Fig. 2. — Glandule thyroïdienne en voie d'atrophie chez un embryon d'*Anguis fragilis* de 24 mm. de longueur totale. Liquide de Flemming, safranine et vert lumière, 186 D; — *ph*, pharynx; *b*, son bourgeon médian; *tr*, trachée; *glt*, glandules thyroïdiennes; celle qui est à droite de la figure est en involution.

1. Voir les figures 1 et 2 B dans la planche XV du tome I de ces *Archives*.

CONTRIBUTION

À

L'ÉTUDE DU NOYAU DES LEVURES

Par M. BOUIN
Préparateur à la Faculté des Sciences de Nancy [1].

PLANCHE XIX.

Malgré les nombreux travaux publiés dans ces dernières années sur les levures, les auteurs sont loin d'être d'accord sur la structure cytologique de ces organismes.

La présence d'un noyau unique dans les cellules de levure fut admise par la plupart des auteurs qui se sont occupés tout d'abord de cette question : **Naegeli** (46), **Schleiden** (49), **Schmitz** (79), **Hansen** (79), **Strasburger** (80), **Zalenski** (85), **Zacharias** (87), **Zimmermann** (87). L'analyse de **Kossel** (82), mettant en évidence la présence de nucléine dans les cellules de levure, venait à l'appui de cette opinion.

Brücke (62), puis **Krasser** (85), les premiers, nièrent l'existence d'un noyau dans les cellules de levure. **Raum** (91) ne put réussir à mettre en évidence un véritable noyau, mais il vit des granulations qu'il appela granulations sporogènes. D'après lui, ces granulations concourraient à la formation des spores.

Mœller (92), au contraire, affirme avoir toujours pu observer dans les cellules de levure un noyau colorable par l'hématoxyline, la fuchsine ou le violet de gentiane par la méthode de Gram. Ce noyau présenterait de grandes variations de grandeur

1. Travail du laboratoire de botanique de la Faculté des Sciences.

et de position et serait dépourvu de membrane d'enveloppe et de nucléole : il serait formé d'une masse visqueuse mal limitée, douée de mouvements amiboïdes.

Krasser (93) attaque ce travail; il fait observer que le corps décrit par **Mœller** (92) n'a pas les réactions de la nucléine, et il se sert précisément du mode d'extraction de la nucléine dont s'était servi **Kossel**. Il arrive à cette conclusion que la nucléine est disséminée dans le cytoplasme, et que la cellule des *Saccharomyces* est un archiplasma dans le sens où l'entendait **Wiesner**, et il ajoute qu'il est plus naturel de désigner le corps cellulaire de la levure pressée comme un archiplasma que de considérer les grains de nucléine qu'on y peut démontrer comme le produit d'une fragmentation nucléaire.

Mœller (93) confirme sa première manière de voir; il trouve que le noyau se divise amitotiquement aussi bien pendant le bourgeonnement que pendant la sporulation.

Hieronymus (93) attire l'attention sur une structure particulière qu'il a observée chez le *Saccharomyces cerevisiæ*. Il cultive de la levure pressée pendant vingt-quatre heures dans une solution de saccharose à 20 pour 100, ou dans du lait, et reconnaît l'existence dans le protoplasme de nombreux noyaux anguleux toujours disposés en files et que ces files paraissent souvent enroulées en une spirale filamenteuse plus ou moins régulière. Il a donné à ce filament le nom de « Centralfaden ».

Ce travail d'**Hieronymus** a été attaqué par **Dangeard** (93), qui attribue le résultat de cet auteur à une mauvaise fixation. **Dangeard** dit avoir toujours pu mettre en évidence, dans les cellules de levure, un noyau qui, au repos, présente une membrane très nette et un gros nucléole. Pendant le bourgeonnement il voit le noyau se porter vers le point d'attache du pédicelle qui réunit le bourgeon à la cellule-mère; là il se divise en deux noyaux-filles, au moins le plus souvent suivant le mode direct, puis un des noyaux passe dans ce bourgeon en s'étirant par le pédicelle.

Les recherches de **Janssens** (93) ont porté à la fois sur les *Saccharomyces Ludwigii*, *cerevisiæ* et *pastorianus*. Cet auteur a vu nettement un noyau avec une membrane d'enveloppe et un nucléole dans les jeunes cellules de *Saccharomyces Ludwigii* et

cerevisiæ. Ce noyau se diviserait par voie mitotique pendant le bourgeonnement et pendant la sporulation.

Henneguy (94), dès 1886, en étudiant une petite levure rose, développée accidentellement dans une culture de pus blennorrhagien, avait déjà reconnu et admis l'existence d'un noyau présentant une membrane d'enveloppe et un nucléole.

Dans ces dernières années, en même temps que certaines espèces de levures prenaient place parmi les agents pathogènes, les travaux sur les Blastomycètes se sont succédé avec une grande rapidité. **Maffuci** et **Sirleo** (95) ont décrit un Blastomycète pathogène *nucléé*, trouvé dans un néoplasme épithélial du poumon d'un Cobaye. La nature blastomycétique de l'agent pathogène a été contestée par **Roncali** (95) qui, se basant sur ses propres observations et d'après celles de **Raum** (91), **Krasser** (93), **Brefeld** et **Sanfelice** (94), admet que les Blastomycètes sont dépourvus de noyaux, et il ajoute : « MM. **Maffuci** et **Sirleo** se sont probablement trouvés en présence d'un parasite d'un caractère très différent de celui des Blastomycètes, car on ne saurait certainement s'expliquer autrement l'existence d'un noyau ».

Eisenschitz (95), **Macallum** (96), **Curtis** (95), pensent avec **Krasser** que la nucléine est disséminée dans le cytoplasme. **Buscalioni** (96), étudiant le *Saccharomyces guttulatus* Robin, trouve que les cellules de cette espèce de levure sont munies d'un noyau bien caractérisé, possédant une membrane et un nucléole. Ce noyau se diviserait par voie amitotique pendant le bourgeonnement; pendant la sporulation, il aurait vu des formes rappelant une division indirecte.

Frappé de ces observations contradictoires, nous avons entrepris une série de recherches sur différentes espèces de levures et principalement sur les *Saccharomyces cerevisiæ* (levure haute et basse), *Sacch. pastorianus I* Hansen, *Sacch. ellipsoideus I* Hansen, *Saccharomyces Ludwigii* Hansen, *Sacch. membranæfaciens* Hansen, *Sacch. subcutaneus tumefaciens* Curtis, et aussi sur les *Mycoderma cerevisiæ* et *vini* [1].

1. Nous devons tout particulièrement remercier MM. **Petit**, professeur, et **Monal**, chef de travaux à l'Institut chimique de Nancy, qui ont bien voulu nous donner des cultures pures de la plupart des levures que nous avons étudiées.

Nous étudierons successivement le noyau à l'état de repos, puis pendant la division, tant pendant le bourgeonnement que pendant la sporulation.

Technique.

La mise en évidence du noyau des levures est assez délicate et les réactifs employés sont loin d'avoir tous la même fidélité. Tous les moyens de fixation nous ont en général donné de bons résultats, mais nous nous sommes particulièrement bien trouvé de la fixation sur lame par l'alcool ou par le sublimé. Nous nous sommes servi le plus souvent de la méthode indiquée par **Buscalioni**. Les cellules de levure sont étalées sur la lame porte-objet au moyen du fil de platine; pour assurer l'adhérence on peut même ajouter très peu d'eau albumineuse qui facilite l'égale répartition des cellules de levure. On fixe alors par la chaleur, par l'alcool ou par le sublimé. Les cellules de levure sont alors adhérentes à la lame, ce qui facilite beaucoup les manipulations ultérieures.

Les colorations qui nous ont paru les plus favorables sont celles à l'hématéine ou à l'hémalun, à l'hématoxyline de Delafield. La méthode de l'hématoxyline au fer de Heidenhain nous paraît être le procédé de choix, surtout quand on colore le fond à l'érythrosine ou avec la méthyléosine. On obtient de cette façon des colorations doubles de la plus grande netteté. Les couleurs d'aniline ne nous ont pas donné de résultats satisfaisants.

Le noyau au repos.

Pour obtenir des cellules dont le noyau soit à l'état de repos, nous avons placé des cellules de levure sur bloc de plâtre humide, à une température de 10 à 11 degrés. Dans ces conditions, les cellules ne peuvent bourgeonner; n'ayant aucun aliment à leur disposition elles ne peuvent plus assimiler. D'un autre côté, nous savons, d'après les travaux de **Hansen** (85), que, dans de semblables conditions, les premiers rudiments de spores apparaissent au bout de dix jours environ pour le *Saccharomyces cerevisiæ* (levure haute), et au bout de quatre-vingt-neuf heures

pour le *Saccharomyces pastorianus I* Hansen. En examinant les cellules de levure après un séjour de deux ou trois jours sur bloc de plâtre humide, on remarque que la plupart des cellules de levure présentent un noyau unique, arrondi, de dimensions variables. Ces noyaux ont une membrane très nette, et à l'intérieur on aperçoit des amas irréguliers colorés d'une façon intense.

Dangeard (93), **Henneguy** (94), **Buscalioni** (96) ont décrit le noyau des levures comme toujours formé d'une membrane et d'un nucléole, ce qui rapprocherait les noyaux des levures des nucléoles-noyaux de **Carnoy**, où toute la chromatine est condensée en un globule central, relié à la paroi par des travées de nucléohyaloplasma. Cette observation de la structure du noyau est assez difficile, surtout avec les réactifs employés par **Dangeard** (93) et **Buscalioni** (96), l'hématoxyline donnant toujours des colorations plus ou moins diffuses. Les colorations doubles, par la laque ferrique de Heidenhain et la méthyléosine ou l'érythrosine seules, nous ont donné des préparations suffisamment précises pour pouvoir élucider la question de la structure du noyau. Dans de telles préparations, à l'intérieur du noyau, dont le contenu a pris une coloration rouge un peu plus foncée que celle du protoplasme, on aperçoit, le plus souvent éparses, des granulations irrégulières colorées en noir intense (fig. 1-2, 22-23, etc.). Nous n'avons pu voir de réticulum net, vu l'exiguïté des éléments. Dans certains cas, il est vrai, on observe la structure décrite par **Dangeard** (93) et **Buscalioni** (fig. 3-43), mais c'est de beaucoup la moins fréquente.

Nous avons observé des cellules dans lesquelles il était impossible de reconnaître la présence d'un noyau. Était-ce dû à une coloration insuffisante, ou au manque absolu de cet élément cellulaire? Pour trancher cette question, nous avons repéré bien exactement des cellules en apparence dépourvues de noyau, et avons recommencé la coloration en mordançant très énergiquement par l'alun de fer et ensuite nous suivions les progrès de la décoloration à l'aide d'un objectif à immersion à eau. Dans un petit nombre de cas seulement, nous avons réussi à mettre en évidence par une coloration très intense un noyau peu net et très

pauvre en chromatine. Le fait avait d'ailleurs déjà été signalé par **Buscalioni** (96), qui pensait que l'on avait là des cellules dépourvues de noyau. Nous reviendrons sur cette opinion.

Krasser (93) a refusé la valeur morphologique de véritable noyau aux corps colorables que l'on peut mettre en évidence à l'intérieur des cellules de levure. Il a trouvé que ces soi-disant noyaux ne présentaient pas les réactions de la nucléine. Que **Krasser** ait échoué dans ses essais des réactions de la nucléine sur le noyau des levures, cela ne fait aucun doute; mais il nous semble que cet auteur a tiré de ses expériences des conclusions trop hâtives.

Nous avons repris les expériences de **Krasser** et avons constaté que, sous l'influence des dissolvants faibles de la nucléine, le noyau des levures gonfle sans se dissoudre; si ensuite on essaye la coloration, soit par le vert de méthyle, soit par l'hématoxyline, les cellules prennent une teinte diffuse. On aurait donc bien ici affaire à de la nucléine.

En examinant la formation du bourgeon, comme nous le verrons plus loin, nous avions remarqué que, jusqu'à un stade assez avancé de son développement, le bourgeon ne présente aucun élément colorable, et nous nous sommes de suite demandé si le bourgeon, séparé de la cellule-mère avant qu'il présente de granulation colorable, serait susceptible de poursuivre son développement.

Pour obtenir de jeunes bourgeons séparés de la cellule-mère, nous avons mélangé du sable fin stérilisé à du moût en fermentation, puis, après avoir agité le flacon, avons séparé la levure et le liquide fermenté du sable par décantation. Par les secousses violentes imprimées ainsi aux cellules de levure, on arrive à détacher les bourgeons des cellules-mères par rupture du pédicelle qui les reliait On reconnaît facilement le bourgeon des cellules adultes, nucléées, à leurs dimensions exiguës. Ces expériences ont été faites avec le *Saccharomyces cerevisiæ* (levure haute).

Nous avons fait un grand nombre de cultures en goutte pendante dans des chambres humides de MM. Van Tieghem et Le Monnier, puis nous avons cherché et repéré les cellules de

dimension inférieure à 1 μ, 5 environ, bourgeons dans lesquels, comme nous le verrons plus tard, il est impossible de mettre en évidence un corps chromatique [1].

Quand le bourgeon repéré était suffisamment petit, nous ne l'avons jamais vu changer d'aspect, tandis que les cellules voisines augmentaient de volume et bourgeonnaient activement. Dans quelques cas nous avons vu le bourgeon augmenter un peu de volume, mais jamais nous ne l'avons vu bourgeonner à son tour.

Si nous rapprochons ces faits des expériences de mérotomie de **Gruber** (85-86), **Nussbaum** (86), **Verworn** (91-92), **Balbiani** (92-93), **Lillie** (96), sur les cellules animales; de **Schmitz** (79), **Klebs** (87), **Haberlandt** (87) sur les cellules végétales, nous voyons que le corps colorable que nous avons appelé le noyau joue bien le rôle physiologique d'un véritable noyau.

Nous avons insisté tout à l'heure pour que l'on prenne, pour l'examen du noyau au repos, des cellules de levure préalablement placées dans des conditions telles que la levure ne puisse pas fermenter. Nous avons en effet souvent remarqué, dans des préparations de cellules prises pendant la fermentation, que le noyau, au lieu de présenter une membrane nucléaire nette, semble envoyer dans le cytoplasme des prolongements qui perdent de leur netteté au fur et à mesure qu'ils s'éloignent du centre du noyau.

Dans ces endroits, les granulations chromatiques semblent mélangées aux granulations cytoplasmiques (fig. 4, 5, 6, 24, 25). Dans certaines cellules, on voit même quelquefois, en dehors du noyau, en plein cytoplasme, des grains extrêmement fins colorés en noir par l'hématoxyline ferrique et qui seraient probablement des grains de chromatine. Souvent le noyau augmente considérablement de volume jusqu'à présenter l'aspect des figures 6 et 25.

Ces observations se rapprochent beaucoup de celles de

1. Il n'est pas rare de pouvoir mettre en évidence à l'intérieur de très jeunes bourgeons des granulations colorables par l'hématoxyline ou l'hémalun, mais ces granulations ne doivent pas être confondues avec le noyau; elles ne présentent pas d'ailleurs les réactions de la nucléine. A ce sujet nous nous contentons, pour l'instant, de renvoyer au travail d'**Eisenschitz** (96).

Korschelt (89), de **Conklin** (97), sur les cellules intestinales de *Porcellio, Oniscus, Armadillidium.* Ce dernier auteur voit de semblables prolongements, mais d'un seul côté du noyau, tous orientés du côté cavitaire. **Prenant** (97) a vu, lui aussi, des prolongements du noyau dans les cellules du foie d'*Oniscus murarius*, mais ces digitations sont tournées en dehors, du côté cœlomique. A la suite de ses observations, **Conklin** (97) admet qu'il s'agit vraisemblablement d'un mouvement nutritif nucléipète. Les observations de **Prenant** (97) semblent venir à l'appui de cette opinion; comme nous l'a fait remarquer l'auteur, si, dans l'intestin, le mouvement nutritif va de la lumière intestinale à l'extérieur, dans les cellules du foie, qui jouent un rôle sécréteur, le mouvement nutritif, au contraire, a lieu du côté cœlomique vers la lumière du tube hépatique. Cette remarque semble expliquer les différences d'orientation des prolongements du noyau dans le cytoplasme observées par **Conklin** (97) et **Prenant** (97), mais admet *a priori* l'existence d'une relation entre ces prolongements et la fonction de la cellule.

Dans nos cellules de levure il n'est évidemment pas question d'orientation des prolongements du noyau, mais nous avons là un objet favorable pour nous rendre compte des relations qui peuvent exister entre les modifications du noyau et l'activité cellulaire. Si nous prenons des cellules de levure présentant des noyaux comme ceux que nous venons de décrire, et que, après les avoir lavées à l'eau distillée, nous les placions sur bloc de plâtre humide, nous verrons bientôt les noyaux s'individualiser et prendre la structure définie que nous avons décrite précédemment. Or, dans de semblables conditions, la cellule cesse évidemment d'assimiler, n'ayant plus d'aliment à sa disposition, elle passe à l'état de vie ralentie. Le noyau joue donc un rôle, soit dans la nutrition, soit dans la sécrétion, ou même plutôt dans les deux cas.

Dangeard et **Armand** (97) ont observé récemment des faits de même ordre. Ces auteurs, étudiant l'action d'un Champignon parasite sur les racines d'*Ophrys aranifera*, ont remarqué que le mycélium du parasite, après une première phase d'envahissement, se désorganise comme sous l'influence d'une action

digestive de la part du noyau; ils remarquent que cette action digestive s'exerce surtout au contact du noyau et de la pelote gommeuse mycélienne. « C'est ainsi qu'on voit les noyaux s'étaler à la surface de la pelote, se ramifier de diverses façons à son intérieur, se comporter, en un mot, comme un Rhizopode à protoplasma réticulé. » Au contact du noyau ils ont plusieurs fois constaté une zone incolore, délimitée très nettement, et ils attribuent cette disparition à une sorte de digestion par le noyau.

Cette influence du noyau sur la digestion cellulaire a d'ailleurs déjà été indiquée par **Hofer** (90) et **Verworn** (91) dans les cellules animales, et par **Koppen** (87) pour les noyaux des cellules amylifères de l'endosperme de *Zea Mays*. D'un autre côté, la participation du noyau à la sécrétion cellulaire a été observée par **Heidenhain** (68), **Hermann** (89), **Schiefferdecker** (84), etc.

Si l'on compare la structure cytologique que nous venons de décrire avec celle qui est représentée par **Hieronymus** (93), il semble difficile de trouver une relation entre ces deux structures. Mais nous avons vu que **Hieronymus** (93), avant d'examiner ses cellules de levure, les plaçait dans une solution de saccharose à 20 p. 100 ou dans du lait pendant vingt-quatre heures, dans un thermostat à 25 degrés. Une solution de saccharose pure ou du lait ne sont pas des milieux très naturels pour la culture des *Saccharomyces*, et il nous a semblé que les conditions toutes spéciales dans lesquelles **Hieronymus** (93) plaçait ses cellules avant de les examiner, étaient plutôt la cause de l'interprétation qu'il avait donnée du noyau des levures qu'un défaut de fixation, comme le voulait **Dangeard** (93).

Nous avons donc placé des cellules de *Saccharomyces cerevisiæ* et de *Sacch. pastorianus I* Hansen dans une solution de saccharose à 20 p. 100. Les cultures furent placées, suivant les indications de l'auteur allemand, dans une étuve à 25 degrés. Au bout de vingt-quatre à quarante-huit heures, les cellules furent colorées d'après les méthodes indiquées. Les cellules qui, avant d'être placées dans la solution de saccharose, étaient nettement uninucléées, avaient totalement changé d'aspect; elles avaient augmenté de dimensions, étaient bourrées de glycogène, et il

était alors impossible d'y distinguer un corps rappelant le noyau dont nous avons parlé. Par contre, on y voyait un grand nombre de grosses granulations se colorant fortement par l'hématoxyline et les autres colorants nucléaires. Ces granulations, par leur disposition, leur arrangement en files, quelquefois enroulées en spirale, rappelaient beaucoup le « Centralfaden » de l'auteur allemand (fig. 7, 8, 9).

En examinant attentivement ces granulations nous avons plusieurs fois remarqué qu'elles étaient réunies par un fin filament analogue au filament unissant que nous verrons à propos de la division du noyau pendant le bourgeonnement (fig. 11 et 12). Nous sommes donc poussé à conclure, contrairement à l'opinion de **Krasser** (93), que ces granulations chromatiques dérivent du noyau par une série de divisions successives et qu'elles ont chacune la valeur d'un véritable noyau.

Nous avons essayé sur ces granulations les réactions de la nucléine et nous avons constaté que les dissolvants faibles de la nucléine font gonfler ces grains, mais toutefois sans les dissoudre. Si, après l'action de la potasse à 5 pour 100, ou de l'acide chlorhydrique concentré, ou du carbonate de potasse à 40 p. 100, on colore les cellules avec du vert de méthyle, on remarque qu'elles prennent une teinte diffuse, comme si la substance chromatique avait diffusé dans le cytoplasme. Ces diverses réactions nous prouvent que nous sommes en présence de corps riches en nucléine. **Eisenschitz** (95) et **Curtis** (96) arrivent aux mêmes résultats, ils trouvent que les corps colorables répandus dans le cytoplasme présentent les réactions de la nucléine, c'est ce qui les a poussés à se rallier à l'opinion de **Krasser** (93).

Sous quelle influence ces divisions du noyau, non accompagnées de bourgeonnement, se sont-elles produites ? En cultivant nos cellules de levure dans une solution de saccharose à 20 pour 100, nous les avons en effet placées dans une solution concentrée, et nous nous sommes tout d'abord demandé si cette concentration n'était précisément pas la cause de cette altération de la structure cellulaire. Nous avons donc entrepris une nouvelle série d'expériences et avons ensemencé, au moyen des

Saccharomyces cerevisiæ et *pastorianus* Hansen, des solutions de saccharose à 5, 10, 15, 20, 25 et 30 pour 100; les cultures furent placées dans une étuve à 25 degrés, et les cellules examinées vingt-quatre heures environ après l'ensemencement. Dans ce cas, nous avons toujours observé des divisions nucléaires non suivies de divisions cellulaires. La concentration du liquide n'est donc pas le seul facteur de ces modifications, car il est évident que l'on ne saurait considérer une solution de saccharose à 5 pour 100 comme une solution concentrée.

En plaçant nos cellules de levure dans une solution de saccharose pure, nous les avons privées de toute espèce d'aliments minéraux. Or, nous savons, d'après les travaux de **Pasteur** (79), de **Mayer** (94), etc., que l'azote, le phosphore, la potasse, la magnésie sont des aliments indispensables à la levure. Nous avons donc tout naturellement été conduit à nous demander si ce n'était précisément pas le manque d'aliments minéraux qui pouvait être susceptible de produire ces altérations d'ordre pathologique.

Dans une première série d'expériences nous avons cultivé des cellules de *Sacch. cerevisiæ* et *pastorianus I* Hansen dans du liquide de Mayer [1], additionné de 5 à 30 p. 100 de saccharose pure, les cultures furent encore placées dans une étuve à 25 degrés et examinées au bout de vingt-quatre à trente-six heures. Les cellules provenant des milieux de culture renfermant seulement 5 à 10 p. 100 de saccharose présentaient l'aspect normal, c'est-à dire étaient nettement uninucléées. Celles provenant des milieux

1. Le liquide de Mayer est ainsi composé :

Phosphate de potasse	0gr,5
Sulfate de magnésie	0 ,5
Phosphate tribasique de chaux	0 ,5
Tartrate d'ammoniaque	1
Eau	100

On ajoute à cette solution l'hydrate de carbone à étudier. Au liquide de Mayer on pourrait d'ailleurs substituer soit le liquide de Laurent, soit le liquide n° 1 de Naegeli, dont la composition est la suivante :

Tartrate d'ammoniaque	1gr,
Phosphate bipotassique	0 ,10
Sulfate de magnésie	0 ,02
Chlorure de calcium	0 ,01
Eau	100

concentrés (20 à 30 p. 100 de saccharose) présentaient au contraire des noyaux multiples [1]. Nous voyons donc qu'un liquide concentré agit indépendamment de sa composition.

Il était en outre intéressant de savoir si le manque, soit d'azote, soit de potasse, soit de magnésie dans les liquides de culture, provoquerait des altérations de même nature. Pour cela, nous avons, dans quatre séries d'expériences, supprimé un des aliments minéraux indispensables et nous avons composé nos liquides de culture ainsi qu'il suit :

a.	Phosphate de potasse	0gr,50
	Sulfate de magnésie	0 ,50
	Phosphate tribasique de chaux	0 ,50
	Acide tartrique	0 ,80
	Eau	100
b.	Sulfate de potasse	0gr,45
	Sulfate de magnésie	0 ,50
	Sulfate de chaux	0 ,65
	Tartrate d'ammoniaque	1
	Eau	100
c.	Phosphate d'ammoniaque	0gr,50
	Sulfate de magnésie	0 ,50
	Phosphate tribasique de chaux	0 ,50
	Tartrate d'ammoniaque	1
	Eau	100
d.	Phosphate de potasse	0gr,50
	Phosphate tribasique de chaux	0 ,50
	Tartrate d'ammoniaque	1
	Sulfate d'ammoniaque	0 ,55
	Eau	100

A ces solutions nous avons ajouté 5 à 8 p. 100 de saccharose.

Les cellules de *Saccharomyces*, cultivées dans ces milieux de culture pendant vingt-quatre heures à une température d'environ 25° centigrades, furent colorées par les méthodes que nous avons indiquées. Dans tous ces cas, nous avons pu cons-

1. Nous ne parlons ici que des corps colorables présentant les réactions de la nucléine. A côté des corps nettement nucléiniens, de même qu'Eisenschitz (96) nous avons rencontré d'autres granulations colorables par l'hématoxyline, mais se différenciant de la chromatine par leur facile décoloration par l'alun de fer.

tater que les cellules étaient plurinucléées. Tout se passait donc comme lorsque nous cultivions nos levures dans un liquide de culture dépourvu d'aliments minéraux.

En résumé, nous voyons donc que, lorsque le liquide de culture renferme une dose de saccharose atteignant 20 à 25 p. 100, il agit indépendamment de sa composition et à la manière des solutions salines concentrées, comme l'ont constaté **Lœb** (95) sur des œufs fécondés d'Oursins, et **Raciborski** (96), sur le *Basidiobolus ranarum*.

Les solutions de saccharose de 5 à 20 p. 100 produisent les mêmes altérations que les solutions concentrées, lorsqu'elles ne sont pas additionnées de sels minéraux, et le manque de l'un quelconque des aliments minéraux reconnus indispensables (**Mayer**, 94) agit exactement de la même manière que si tous les éléments minéraux manquaient à la fois. Une solution de glucose ou de saccharose additionnée de peptones provoquera les mêmes modifications cellulaires que les liquides nutritifs dont nous avons parlé plus haut. Mais si, au contraire, nos solutions de saccharose à 5 ou 10 p. 100 sont additionnées de tous les sels minéraux nécessaires, nous voyons nos cellules de levure conserver leur structure normale.

Tous ces faits nous fournissent donc l'explication des différentes interprétations de la structure du noyau fournies par les différents auteurs. Suivant les conditions dans lesquelles ils ont examiné leurs levures, ils ont vu la cellule normale, uninucléée, ou la cellule modifiée, altérée, plurinucléée.

Cette étude nous amène en outre à une confirmation nouvelle de l'indépendance fonctionnelle relative du protoplasme et du noyau. Avec **Lœb** (95) et **Raciborski** (96) nous constatons qu'une certaine concentration du milieu nutritif abolit ou diminue l'irritabilité du protoplasme, tandis que le noyau serait encore capable de se diviser et de se nourrir aux dépens des matières de réserve accumulées par le protoplasme. En élevant la température des cultures jusqu'à 30 ou 35 degrés, nous observons avec **Prilleux** (80), **Gerassimoff** (92), **Raciborski** (96), etc., la formation de cellules plurinucléées, modification encore observée par nombre d'autres auteurs et entre autres par **Cavara** (96), **Sappin-Trouffy**

(94), **Molliard** (97), dans les cellules végétales sous l'influence de parasites.

Nous avons vu que les cellules de levure, placées dans une solution de saccharose à 10 p. 100, deviennent plurinucléées. Il est intéressant de rapprocher ce fait du suivant, à savoir que, d'après **Hansen** (79), **Holm** (96), **Héron** (96), la meilleure méthode de conservation des levures est précisément de les placer dans une solution de saccharose pure à 10 p. 100. Dans ces conditions, elles restent souvent vivantes cinq et même dix années, tandis que, conservées dans le moût qu'elles ont fait fermenter, surtout si on a placé ce moût dans une étuve à 25 degrés, souvent au bout de quinze jours ou de un mois, elles ne sont plus susceptibles d'être réensemencées. La forme cellulaire plurinucléée correspondrait donc à un maximum de résistance.

Division du noyau.

Au sujet de la division du noyau des levures, nous trouvons trois opinions en présence.

Pour **Janssens** (93), le noyau des levures se diviserait par voie caryocinétique, tant pendant le bourgeonnement que pendant la sporulation; malheureusement, l'auteur, dans sa note préliminaire, ne donne que peu de détails et pas de figures. **Moeller** (93), au contraire, observe que le noyau se divise par voie amitotique pendant le bourgeonnement et pendant la sporulation; le noyau, rond à l'état de repos, prendrait une forme en haltère, les deux boules polaires s'écarteraient l'une de l'autre, le filament unissant se romprait et disparaîtrait. **Buscalioni** (96) arrive à un résultat analogue quant à la division du noyau pendant le bourgeonnement, mais il voit des figures rappelant une division mitotique pendant la formation des spores.

A. — *Division du noyau pendant le bourgeonnement.*

Ainsi que l'ont signalé **Dangeard** (93) et **Buscalioni** (96), on observe une certaine indépendance entre la division du noyau et le bourgeonnement de la cellule, la séparation du noyau de

la cellule-mère en deux noyaux-filles se faisant à des stades très variables du développement du bourgeon.

La division du noyau est particulièrement facile et intéressante à étudier chez les *Mycoderma cerevisiæ* et *vini*. Avant de se diviser, le noyau perd ses contours nets, augmente de volume, puis il se produit une scission longitudinale suivant le grand axe de la cellule. A ce stade, qui est de beaucoup le plus fréquent, et qui s'observe même dans des cellules qui ne présentent encore aucune trace de bourgeonnement, le noyau est représenté par deux masses chromatiques allongées, accolées l'une à l'autre. Puis les deux masses chromatiques ainsi séparées semblent glisser l'une sur l'autre en sens inverse, et on les voit bientôt se séparer nettement en se dirigeant chacune vers un des pôles de la cellule. Les deux noyaux-filles, en se séparant de la sorte, restent souvent unis par un filament qui prend les colorants nucléaires, et qui paraît être un étirement de la substance chromatique du noyau (fig. 49 à 53). Ce filament unissant, « Mittelstück » de **Berthold** (80), a été observé par **Buscalioni** (96) pendant la division du noyau du *Saccharomyces guttulatus* Robin. Au fur et à mesure que les deux noyaux-filles s'écartent l'un de l'autre, le filament devient de plus en plus ténu et finit bientôt par se briser. Le noyau le plus voisin du bourgeon gagne alors le point d'attache de la cellule-fille, tandis que l'autre noyau-fille gagne le centre de la cellule-mère (fig. 54-55).

Pour passer dans le bourgeon, le noyau qui lui est destiné doit traverser l'étroit canal qui met en communication la cellule-mère avec la cellule-fille, aussi voit-on la masse du noyau, comme fluidifiée, s'étirer et passer peu à peu dans le bourgeon. Aussitôt arrivée dans la cellule-fille la substance chromatique du noyau se rassemble en boule, de sorte qu'il n'est pas très rare d'observer un noyau se présentant sous la forme d'un haltère, la partie étroite correspondant au canal unissant les deux cellules (fig. 56-57) [1]. Tout se passe donc comme lors du passage du noyau des Hyménomycètes, de la baside dans les spores en traversant le canal du stérigmate (**Rosenwinge**, 87), ou encore

1. Dans le *Sacch. cerevisiæ* (levure haute) nous avons remarqué que ce passage n'a lieu en général que lorsque le bourgeon a déjà 1,5 à 2 μ environ de diamètre.

comme dans la formation des sporidies chez les Ustilaginées (Dangeard).

Le filament unissant persiste quelquefois beaucoup plus longtemps que nous ne l'avons décrit, et il n'est pas très rare d'observer sa persistance, même après le passage de l'un des noyaux dans le bourgeon (fig. 59).

Nous avons dit précédemment que la présence du filament d'union n'était pas constante. Quelquefois, après la scission, les deux moitiés du noyau de la cellule-mère se placent à peu près parallèlement l'un à l'autre et s'écartent ensuite, simulant de la sorte une caryocinèse rudimentaire. Il ne nous a pas été possible de voir ici une striation du cytoplasme compris entre les deux noyaux-filles, mais cependant il n'est pas rare d'observer que cette partie prend une coloration plus foncée que le reste du cytoplasme. Malgré nos efforts, nous n'avons pu voir une phase rappelant une plaque équatoriale, ni une segmentation en chromosomes. Dans un certain nombre de cas, nous avons pu constater la persistance de la membrane nucléaire (fig. 63; voir aussi fig. 32). Quoi qu'il en soit, nous avons rencontré ces deux modes de division côte à côte dans des cellules voisines, sans qu'il soit possible d'établir un rapport quelconque entre la division et l'aspect des cellules. Le mode de division avec Mittelstück est de beaucoup le plus fréquent.

Buscalioni (96), au cours de ses recherches sur le *Saccharomyces guttulatus*, a remarqué que, dans un certain nombre de préparations, on voyait le noyau se porter directement, avant toute espèce de division, à la base du pédicelle réunissant la cellule-mère à la cellule-fille, peut-être, dit-il, pour émigrer en totalité dans celle-ci sans se diviser. Il n'a pu constater le passage du noyau intact, mais il pense que c'est un fait tout au moins possible, d'autant plus, ajoute-t-il, qu'il n'est pas rare d'observer des cellules absolument dépourvues de noyau.

Nos observations sur le *Mycoderma cerevisiæ* nous permettent d'être plus affirmatif; nous avons vu souvent des noyaux intacts se porter directement à la base du point d'attache de la cellule-fille, et il nous a en outre été donné de voir plu-

sieurs fois des noyaux en train d'émigrer en totalité dans la cellule-fille (fig. 60, 61, 62).

Ce fait nous fournit l'explication des cellules où, malgré une coloration intense, nous n'avons pu déceler la présence d'un véritable noyau.

Chez les *Saccharomyces cerevisiæ* (levure haute et basse) le *Saccharomyces pastorianus I* Hansen, le *Saccharomyces ellipsoideus I* Hansen, le *Saccharomyces membranæfaciens* Hansen, le *Saccharomyces subcutaneus tumefaciens* Curtis, etc., les choses se passent d'une façon à peu près identique; cependant, nous n'avons jamais pu y observer cette scission longitudinale que nous avons vue précéder la séparation des deux noyaux-filles de *Mycoderma cerevisiæ* et *vini*.

Chez le *Saccharomyces Ludwigii* Hansen, à côté de la division indirecte avec filament d'union, nous avons rencontré un mode de division analogue à celui dont nous avons déjà parlé précédemment, mais ici il nous a paru bien mieux caractérisé. Le noyau se divise transversalement en deux masses chromatiques qui deviennent réniformes et s'écartent l'une de l'autre généralement dans le sens du grand axe de la cellule, tout en restant sensiblement parallèles l'une à l'autre. La partie du cytoplasme située entre les deux masses chromatiques destinées à former les deux noyaux-filles prend assez souvent une coloration plus foncée que dans les autres parties de la cellule (fig. 40-41 et suivantes).

Plusieurs fois même il nous a été possible d'apercevoir une striation très vague de ce cytoplasme. Ici la persistance de la membrane n'est pas douteuse. On voit en effet fréquemment les deux masses chromatiques entourées d'une zone claire nettement délimitée du cytoplasme ambiant (fig. 41, 44, 45).

Les deux masses chromatiques continuant à s'écarter, s'arrondissent et la zone claire qui les entourait finit par s'étrangler dans la portion équatoriale (fig. 44-45). Dans le cas du *Saccharomyces Ludwigii* Hansen, l'un des noyaux-filles pénètre directement dans le bourgeon sans avoir à s'étirer pour passer au travers du canal qui réunit le bourgeon à la cellule-mère.

Le bourgeon, une fois nucléé, se sépare de la cellule-mère par une cloison transversale.

Pendant la formation des spores, nous avons vu uniquement ce dernier mode de division employé, aussi n'y reviendrons-nous pas.

Le premier des deux modes de division nucléaire que nous venons de décrire est une division amitotique typique, tout à fait analogue à celle que **Schmitz** et **Fairchild** (94) ont décrite chez *Valonia utricularis*.

Quant au second mode de division que nous avons rencontré, il pourrait être rapproché jusqu'à un certain point du mode de division mitotique de *Valonia utricularis* (**Fairchild**, 95), de *Vaucheria* (**Oltmans**, 95), de certains noyaux anormaux de l'endosperme de *Fritillaria* (**Dixon**, 95), du noyau des Diatomées (**Lauterborn**, 95), ou du noyau des Mucorinées (**M. Léger**, 95).

Comme nous n'avons pu voir de formation ni de scission de chromosomes, il nous semble que ce mode de division doit être nettement séparé de la mitose et doit être placé parmi les nombreux modes de division, intermédiaires entre l'amitose et la mitose, que l'on rencontre si fréquemment chez les Protozoaires et les Protophytes. D'ailleurs, la petitesse des éléments rend cette étude peu aisée.

Conclusions.

1° Avec **Naegeli**. **Schleiden**. **Dangeard**, **Buscalioni**, etc., nous trouvons que les cellules des levures possèdent à l'état normal un noyau unique très net.

2° Ce noyau, pendant la fermentation, perd de sa netteté, il se met en relation avec le cytoplasme en envoyant dans son intérieur des prolongements de moins en moins nets, au fur et à mesure qu'ils s'écartent du centre du noyau. C'est ce que **Mœller** avait entrevu; il avait décrit en effet le noyau comme dépourvu de membrane d'enveloppe et de nucléole, et formé d'une masse visqueuse, mal limitée, douée de mouvements amiboïdes.

3° Sous l'influence d'une concentration exagérée du milieu nutritif, ou d'un manque d'aliments minéraux, ou encore d'une élévation de température, nous voyons les cellules de levure augmenter de volume et devenir plurinucléées. Le nombre des noyaux est alors très variable. Ce fait nous fournit l'explication des opinions émises par **Krasser, Hieronymus, Eisenschitz, Macallum, Curtis**, qui pensaient que dans les levures la chromatine est éparse dans le cytoplasme, et nous concluons, contrairement à l'opinion de ces auteurs, que les grains colorables que l'on peut déceler dans les cellules de levure ne sont pas une représentation de la structure normale, mais bien plutôt une modification d'ordre pathologique. Pour nous, ces grains représentent le noyau qui a subi une série de divisions successives non suivies de divisions cellulaires.

4° A l'encontre de **Janssens**, nous pensons que le noyau des levures se divise le plus souvent par voie directe pendant la formation du bourgeon.

5° Quelquefois, pendant la formation du bourgeon et toujours pendant la formation des spores, nous avons rencontré un mode de division rappelant une division indirecte : mais nous l'en séparons bien nettement, car jamais nous n'avons pu voir une segmentation en chromosomes et encore bien moins une scission de chromosomes. Nous pensons en conséquence que ce mode de division doit être rangé parmi les modes de division intermédiaires entre l'amitose et la mitose.

En terminant cette étude nous sommes heureux de remercier M. le professeur **Le Monnier** du bienveillant accueil qu'il nous a réservé dans son laboratoire et des conseils éclairés qu'il n'a cessé de nous prodiguer.

Bibliographie.

95. Aievoli. — Osservazioni preliminari sulla presenza di Blastomiceti nelle neoplasi. *Policlinico.*
97. Armand et Dangeard. — Étude de biologie cellulaire. *Le Botaniste*, 5e série.
89. Balbiani. — Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. *Rev. zool. Suisse*, V.
92. — Nouvelles recherches sur la mérotomie des Infusoires ciliés, 1re partie. *Ann. de Microgr.*, IV.
93. — *Id.*, 2e partie. *Ann. de Microgr.*, V.

80. Berthold. — Zur Kenntniss der Siphoneen u. Bangiaceen. *Mittheil. der zool Stat. zu Neapel*, Bd. II.
86. — Studien über Protoplasma-Mechanik. Leipzig, 1886.
62. Brücke. — Die Elementarorganismen. *Sitzungsberichte der Kais. Akad. d. Wissenschaften zu Wien*, XLIV.
96. Buscalioni. — Il *Saccharomyces guttulatus*, Rob. *Malpighia*, anno X.
96. Cavara. — Ipertrofie ed anomalie nucleari in seguito a parassitismo vegetale. Pavia, 1896.
97. Conklin. — The relation of nuclei and cytoplasm in the Intestinal wall of Land Isopods. *American Naturalist*, janv.
96. Curtis. — Contribution à l'étude de la Saccharomycose humaine. *Ann. Institut Pasteur.*
93. Dangeard. — Sur la structure histologique des levures et leur développement. *Comptes rendus Acad. des sciences*, 3 juillet 1893, *Le Botaniste*, 4e série.
89. — Étude des noyaux dans quelques groupes inférieurs de végétaux. *Le Botaniste*, 1re série.
91. — Recherches histologiques sur les Champignons. *Le Botaniste*, 2e série.
93. — Sur la reproduction sexuelle des Champignons. *Le Botaniste*, 3e série.
97. Dangeard et Armand. — Études de biologie cellulaire. *Le Botaniste*, 5e série.
94. Demoor. — Contrib. à l'étude de la physiol. de la cellule. *Arch. de Biol.*, t. XIII.
95. Driesch. — Ueber Variation der Mikromerenbildung. Wirkung von Verdünnung des Meerwassers. *Mittheil. der zool. Stat. zu Neapel*, Bd. II.
89. Duclaux. — Sur la conservation des Levures. *Ann. Institut Pasteur.*
95. Eisenschitz. — Beiträge zur Morphologie der Sprosspilze. *Inaug. Dissert. der Univ. Bern.*, *Wien*, 1895.
96. — Ueber die Granulierung der Hefezellen. *Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenkunde*, I. Abth.
95. Fairchild. — Beiträge z. Kenntniss d. Kerntheilung bei *Valonia utricularis. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch.*
92. Gerassimoff. — Ueber die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten (*Vorläuf. Mitth.*) Moskau.
85. Gruber. — Ueber künstliche Theilung bei Infusorien. *Biolog. Centralbl.*, IV.
86. — *Id.*, V.
87. Haberlandt. — Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Iena, 1887, et *Biol. Centralbl.*, 1888.
79. Hansen. — Contribution à la connaissance des organismes qui peuvent se trouver dans la bière et le moût et y vivre. *Compt. rend. des Meddel. fra Carlsberg Laboratoriet*, I. Bd. II. Heft, 1879 (Kopenhagen).
85. — Recherches sur la physiologie et la morphologie des ferments alcooliques; II. Les ascospores chez le genre *Saccharomyces*; III. Sur les Torulas de M. Pasteur. *Compt. rend. d. Meddel. fra Carlsberg Lab.*, II Bd. II H., 1885.
86. — Résumé des *Compt. rend des trav. du lab. de Carlsberg*, vol. II, p. 126.
89. Hartog. — Recherches sur la structure des Saprolegniacées, 1889, et *Annals of Botany*, X, 1896.
95. — On the Cytology of the vegetative and reproductive organs of the Saprolegniaceæ (*Trans. Irish. Ac.*, XXX, 1895).
68. Heidenhain, R. — Untersuchungen über den Bau der Labdrüsen. *Arch. f. mikr. Anat.*, VI.
94. Henneguy. — Leçons sur la cellule, Paris, 1896.
89. Hermann. — Beiträge z. Histologie des Hodens. *Arch. f. mik. Anat.*, XXXIV.
93. Hieronymus. — Ueber d. Organisation der Hefezellen. *Ber. der deutsch. Bot. Ges.*
90. Hofer. — Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma. *Jenaische Zeitschrift*, XXIV.
96. Holm. — Ueber die Aufbewahrung der Hefe in Sacharoselösung. *Bakteriol. Centralblatt*, IIe Abth., n° 10-11.
96. Heron, J. — Ueber die verschiedenen Methoden zur Conservirung der Hefe. *Chemisches Centralblatt*, n° 14.
93. Janssens. — Beiträge z. der Frage über den Kern der Hefezelle. *Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenkunde*, Bd. XIII, 1893.

95. Keuten. — Die Kerntheilung von *Euglena viridis*. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd XL.

87. Klebs. — Ueber den Einfluss des Kerns in der Zelle. *Biol. Centralbl.*, VII.

87. Koppen. — Ueber das Verhalten des Zellkerns im ruhenden Samen. *Inaug. Dissert. von Leipzig*, Iena.

86. Korschelt. — Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. *Zool. Jahrbücher*, Abth. für Anat., IV.

82. Kossel. — Ueber das Nuclein der Hefe. *Zeitschrift für physiologische Chemie*, Bd. III, p. 284.

85. Krasser, Fr. — Ueber das angebliche Vorkommen eines Zellkernes in den Hefezellen. *Oestr. bot. Zeitschrift.*

93. — Ueber den Zellkern der Hefe. *Oestr. Bot. Zeitschrift*, 1893.

93. Lauterborn. — Ueber Bau und Kerntheilung der Diatomeen. *Verh des naturhist.-med. Vereins* in Heidelberg, 1893.

95. — Protozoenstudien, Theil I : Kern und Zelltheilung von *Ceratium hirundinella*. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, LIX.

95. Léger, M. — Recherches sur la structure des Mucorinées. Thèse de la Fac. des Sciences de Paris.

95. Loeb, J. — Ueber Kernteilung ohne Zellteilung. Briefliche Mitteillung. *Arch. f. Entw.-Mech.*, II.

96. Lillie — On the smallest Parts of Stentor capable of Regeneration; a Contribution to the limits of Divisibility of Living Matter. *Journal of Morphol.*, vol. XII.

95. Macallum. — On the distribution of assimilated iron compound other than haemoglobin and haematin in animal and vegetable cell. *Quaterly J. of Mic. Sc.*, vol. 38.

95. Maffuci et Sirleo. — Osserv. ed experim. intorno ad un Saccaromicete patogeno. *Policlinico.*

96. — Beobachtungen und Versuche über einen pathogenen Blastomyceten bei Einschluss desselben in die Zellen der pathologischen Gewebe (Vorläufige Mittheilung). *Centralbl. für Pathol. und pathol. Anatomie*, Bd. VI, n° 8.

95. Mayer. — Die Gärungschemie, 4e Auflage.

92. Moeller. — Ueber den Zellkern und d. Sporen d. Hefen. *Centralbl. für Bakt. u. Parasitenkunde.*

93. Moeller. — Neue Untersuchungen über den Zellkern und d. Sporen d. Hefe. *Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch.*

93. — Weitere Mittheilungen über den Zellkern und die Sporen der Hefe. *Centralbl. f. Bakt.*

97. Molliard. — Hypertrophie pathologique des cellules végétales. *Revue générale de botanique.*

46. Naegeli. — Zellenbildung und Zellenwachsthum bei Pflanzen. *Schleiden's und Nägeli's Zeitschrift f. wiss. Bot.*, I. Bd.

86. Nussbaum. — Die spontane und künstliche Theilung der Infusorien. *Arch. f. mikr. Anat.*

95. Oltmans, F. — Ueber die Entwickelung der Sexualorgane bei *Vaucheria. Flora*, LXXXI.

97. Prenant, A. — Rapports du noyau et du corps protoplasmique dans les cellules des tubes hépatiques de l'*Oniscus murarius*. *Soc. de Biol.*, 6 février 1897.

80. Prilleux. — Altération produite dans les plantes par la culture dans un sol surchauffé. *Annales Sc. nat.*, Bot., IX.

80. — Hypertrophie et multiplication des noyaux dans les cellules hypertrophiées des plantes. *C. R. Acad. des Sc.*, t. XCII.

96. Raciborski. — Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Wachsthumsweise des *Basidiobolus ranarum*. *Flora oder Allg. Bot. Zeit.*

95. Rath, O. vom. — Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra mediterranea* Leech im Speziellen und die Amitosenfrage im Allgemeinen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, LX.

91. Raum. — Zur Morph. und Biol. d. Sprosspilze. *Zeitschr. f. Hygiene*, X Bd.

95. Roncali. — Sur des parasites particuliers trouvés dans un adénocarcinome (Papillome infectieux) de l'ovaire. *Ann. de micrographie*. VII.

93. Rosen. — Beiträge z. Kenntniss d. Pflanzenzelle. *Cohn's Beiträge z. Biol. d. Pflanzen*, Bd VI.
87. Rosenwinge. — Sur les noyaux des Hyménomycètes. *Ann. des. Sc. nat. Bot.*, t. VII.
95. Sanfelice. — Contribution à la morphologie et à la biologie des Blastomycètes. *Ann. de micrographie* et *Ann. Ist. Igien. Univ. Roma.*
95. Sappin-Trouffy. — Recherche histologique sur les Urédinées. *Le Botaniste.*
84. Schiefferdecker. — Zur Kenntniss des Baues der Schleimdrüsen. *Arch. f. mikr. Anat.*, XXIII.
49. Schleiden. — Grundzüge der Botanik.
79. Schmitz — Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten. *Sitzungs-Ber. der niederrhein. Ges. für Nat. u. Heilk. Bonn.*, 1879.
80. — Ueber die Zellkerne der Thallophyten. *Verhandl. d. natur.-histor. Vereins d. preuss. Rheinlande und Westfalens.*
87. Strasburger. — Bot. practicum. 2e Aufl.
80. — Zellbildung u. Zelltheilung. Iena.
95. Trow. — The Karyology of Saprolegnia. *Ann. of Bot.*, IX.
91. Verworn. — Die physiologische Bedeutung des Zelikerns. *Pflüger's Arch. d. ges. Physiol.*, LI, 1891.
92. — Bewegung der lebendigen Substanz, eine vergleichend-physiologische Untersuchung der Contractionserscheinungen. Iena.
89. Wagner, Harold. — Observations on the Structure of the Nuclei in Peronospora parasitica, and on their behaviour during the formation of the oospore. *Ann. of Botany*, IV.
91. Wildeman (de). — Recherches au sujet de l'influence de la température sur la marche, la durée et la fréquence de la caryocinèse du règne végétal. *Ann. de la Soc. belge de micr.*
89. Wiesner. — Unters. üb. d. Einfluss welche Zufuhr und Entziehung v. Wasser auf die Hefezellen äussern. *Sitzungsb. d. Wiener Akad.*, 1889.
87. Zacharias, E. — Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen. *Bot. Zeitung*, 45 Jahrg.
85. Zalewsky. — Ueber Sporenbildung in Hefezellen. *Verhandl. und Berichte der Krakauer Acad. d. Wissensch. Math.-Naturw. Section*, Bd. XIII, 1885.
87. Zimmermann. — Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzellen. Tübingen, 1887.

Explication des figures de la planche XIX.

Toutes les figures ont été dessinées à l'aide de l'objectif à immersion homogène 1/12 de Reichert et l'oculaire compensateur numéro 12. Les figures ont été projetées sur la table de travail au moyen de la chambre claire d'Abbe.

Saccharomyces cerevisiæ (levure haute), fig. 1 à 21.

Fig. 1, 2, 3. — Cellules provenant de culture sur bloc de plâtre humide; les noyaux sont au repos.

Fig. 4, 5, 6. — Cellules prises pendant l'activité fermentative. Ce noyau envoie des prolongements mal délimités dans le cytoplasme.

Fig. 7, 8, 9. — Cellules provenant d'une culture dans une solution de saccharose à 20 p. 100, et prises quarante-huit heures après l'ensemencement; les noyaux sont particulièrement nombreux dans ces cellules.

Fig. 10 et 11. — Cellules provenant d'une culture dans une solution de saccharose à 20 p. 100, dix-huit heures après l'ensemencement; on y remarque des noyaux encore réunis par un fin filament colorable.

Fig. 12. — Cellules provenant d'une culture dans une solution de saccharose pure à 5 p. 100, prises vingt-quatre heures après l'ensemencement.

Fig. 13 à 17. — Stades successifs de la formation du bourgeon, division directe du noyau.

Fig. 18. — Le filament d'union ou « Mittelstück » persistant après le passage de l'un des noyaux-filles dans le bourgeon.

Fig. 19. — Division du noyau pendant le bourgeonnement; il n'y a pas formation de « Mittelstück ».

Fig. 20 et 21. — Divisions du noyau précédant la formation des spores.

Saccharomyces pastorianus I Hansen, fig. 22 à 35.

Fig. 22 et 23. — Noyaux normaux au repos.

Fig. 24 et 25. — Noyaux présentant des prolongements pénétrant dans le cytoplasme; cellules prises pendant la fermentation.

Fig. 26 et 27. — Noyaux multiples; cellules provenant d'une culture dans la saccharose pure à 10 p. 100, âgée de quatre mois.

Fig. 28 à 30. — Stades successifs de la formation du bourgeon; la figure 30 montre l'un des deux noyaux-filles en train de traverser le canal de communication reliant la cellule-mère à la cellule-fille.

Fig. 31. — Le noyau s'est directement porté au contact de la base du pédicelle sans division antérieure.

Fig. 32. — Division du noyau, sans formation de « Mittelstück » pendant la formation du bourgeon.

Fig. 33 à 35. — Stades successifs de la formation des spores.

Saccharomyces Ludwigii Hansen, fig. 36 à 46.

Fig. 36 et 37. — Noyaux normaux au repos.

Fig. 38 et 39. — Division directe avec « Mittelstück » pendant la formation du bourgeon.

Fig. 40 et 41. — Division du noyau sans filament unissant pendant la formation du bourgeon.

Fig. 42 et 43. — Passage de l'un des noyaux-filles dans le bourgeon.

Fig. 44 à 46. — Formation des spores.

Mycoderma cerevisiæ, fig. 47 à 63.

Fig. 47 et 48. — Noyaux au repos.

Fig. 49. — Scission du noyau; dans cette figure il n'y a pas encore trace de bourgeon, mais souvent il apparait déjà à ce stade.

Fig. 50 à 53. — Séparation des deux noyaux-filles avec filament d'union.

Fig. 54 à 58. — Passage de l'un des noyaux-filles dans le bourgeon.

Fig. 59. — Le filament d'union a persisté après le passage de l'un des noyaux-filles dans le bourgeon.

Fig. 60. — Le noyau s'est porté directement, sans division préalable, à la base du pédicelle.

Fig. 61 et 62. Le noyau émigre en totalité dans le bourgeon.

Fig. 63. — Division du noyau sans formation de filament unissant.

NOUVEAUX RHABDOCOELIDES MARINS

DE LA BAIE DE CONCARNEAU

Par le Dr O. FUHRMANN
Professeur suppléant de zoologie à l'Académie de Neuchâtel.

Planche XX.

Dans une note antérieure [1], je n'ai fait qu'indiquer les espèces de Turbellariés que j'ai trouvées dans la baie de Concarneau, pendant mon séjour en automne 1896. Je m'étais réservé de décrire d'une façon détaillée les nouvelles espèces que j'y avais rencontrées; j'ai terminé aujourd'hui cette étude, qui, je l'espère, contribuera à compléter les connaissances que nous possédons sur la faune des Turbellariés marins.

Les espèces marines que j'ai trouvées à Concarneau sont les suivantes :

Acoela. — *Proporida* Graff : Proporus venosus O. Sch.;

Aphanostomida : Convoluta flavibacillum Jens., Convoluta paradoxa Oe.

Rhabdocoela. — *Macrostomida*, E. v. Ben. : Omalostoma Claparedii [2] E. v. Ben., Macrostoma hystrix Oe.

Microstomida : Microstoma rubromaculatum Graff, *Microstoma lucidum* mihi, Stenostoma Sieboldii Graff.

Mesostomida : Promesostoma marmoratum Graff, Promesos-

1. O. Fuhrmann, Note faunique sur les Turbellariés Rhabdocœles de la baie de Concarneau. *Comptes rendus des séances de la Soc. de Biologie*, 1896.

2. Je n'ai pas réussi à retrouver cette espèce qui a été signalée à Concarneau par **Ed. van Beneden**, « Étude zoologique et anatomique du genre Macrostoma et description de deux espèces nouvelles. *Bull. Acad. roy. de Belgique*, t. XXX, 1870. »

toma ovoideum Graff, Proxenetes flabellifer Jens, Proxenetes gracilis Graff.

Proboscida : Acrorhynchus caledonicus Graff; Macrorhynchus Naegeli Graff. *Macrorhynchus cœruleus* mihi, Hyporhynchus setigerus Graff, Hyporhynchus penicillatus Graff.

Vorticida : Provortex balticus Graff.

ALLOIOCOELA. — *Plagiostomida* : *Plagiostoma Fabrei* mihi.

Plagiostoma violaceum mihi, Plagiostoma dioicum Graff, Plagiostoma Girardi Graff. var. major Böhmig, Plagiostoma vittatum Jens, Enterostoma flavibacillum Graff, *Monoophorum durum* mihi, Cylindrostoma Klostermanni Jens.

Monotida : Monotus lineatus Graff, Monotus fuscus Graff, Monotus bipunctatus Graff.

Une comparaison entre la faune des Turbellariés des côtes de Concarneau et celle de la côte Boulonaise nous montre que des 22 espèces trouvées par **Hallez** [1] dans cette dernière localité, 9 seulement se rencontrent dans les eaux de Concarneau. Ces 9 espèces communes sont : *Macrostoma hystrix*, *Promesostoma marmoratum*, *P. ovoideum*, *Macrorhynchus helgolandicus*, *Provortex balticus*, *Plagiostoma vittatum*, *Cylindrostoma Klostermanni*, *Monotus lineatus et M. fuscus*.

Plagiostoma Fabrei, nov. spec. (Pl. XX, fig. 1 à 4.)

J'ai trouvé cette belle espèce, dont j'ai pu recueillir 5 individus, sur les côtes de l'île Penfret de l'archipel Glenan. Je suis heureux de dédier cet intéressant représentant du genre *Plagiostoma* à M. **Fabre-Domergue**, directeur adjoint du laboratoire maritime de Concarneau, qui m'a accueilli de la façon la plus cordiale.

C'est le plus grand des représentants marins du genre *Plagiostoma*. Il atteint une longueur maximum de 8 millimètres. Cet animal se distingue de tous les Plagiostomides par sa forme, qui rappelle de près celle des Némertiens, si bien qu'au premier abord on croirait avoir affaire à un représentant de ce groupe.

1. P. HALLEZ, Catalogue des Rhabdocœlides, Triclades et Polyclades du nord de la France, *Mém. de la Soc. des sciences de Lille*, 1894.

Le corps est très allongé, de largeur égale sur toute son étendue, sauf aux deux extrémités. La coupe transversale en est ovale, le corps est donc un peu aplati, ce qui n'est pas le cas chez les autres Plagiostomides. La partie antérieure diminue brusquement de largeur et se termine par une sorte de pseudo-rostre très rétractile. Cette partie est pourvue de soies tactiles qui dépassent presque du double le revêtement ciliaire du corps. L'extrémité postérieure présente une largeur un peu inférieure à celle du corps. Elle est uniformément arrondie et possède souvent à son extrémité un appendice caudal très petit (fig. 1).

La couleur de l'animal est d'un jaune verdâtre. Dans la région intestinale on aperçoit au-dessous de la couche pigmentaire des taches de couleur brune, irrégulièrement dispersées. La pigmentation jaune se trouve dans l'épithélium, tandis que les taches brunes proviennent de cellules pigmentaires situées surtout entre les cellules de l'intestin.

Le pharynx, qu'on voit par transparence, est très grand et se rapproche par ce caractère de celui du *Plagiostoma Lemani*.

La couche épithéliale, un peu plus épaisse à la partie antérieure, présente une hauteur moyenne de $0^{mm},009$; les cils dont elle est recouverte sont fins, serrés, et d'une longueur à peu près égale à la hauteur de la cellule. Le protoplasme des cellules épithéliales semble être strié verticalement; il se colore plus fortement du côté de la membrane basilaire que dans le reste de la cellule. Les noyaux sont nombreux, de dimensions telles qu'ils sont presque aussi hauts que la cellule. Ils se colorent naturellement plus fortement que le protoplasme et ils renferment de nombreuses granulations. Outre les noyaux, la cellule renferme : 1° des rhabdites fusiformes, longs de $0^{mm},0036$ et particulièrement nombreux à la face ventrale; 2° des granulations pigmentaires jaunes, qui donnent à l'animal sa couleur caractéristique. Sur les coupes d'individus fixés par le sublimé acétique et colorés par le hæmalun de Mayer, j'ai également observé, à côté des rhabdites, des corpuscules de la forme des pseudorhabdites. Je ne sais si ce sont vraiment des pseudorhabdites ou simplement des rhabdites, qui auraient été déformés par les agents fixateurs. On trouve encore dans le pro-

toplasme des vacuoles claires, nombreuses surtout à la face dorsale.

La cuticule et la membrane basilaire sont très minces, mais bien distinctes. La dernière a une épaisseur de $0^{mm},001$.

La couche musculaire cutanée est bien développée, sans être très forte. Elle se compose de muscles circulaires et longitudinaux. Entre ces deux couches se trouve un système de fibres diagonales très espacées les unes des autres. Entre ces fibres musculaires, nous trouvons encore dans la partie antérieure pseudorostrale un assez grand nombre de fibres disséminées dans le parenchyme en dessous des glandes cutanées et qui s'attachent d'une part à l'extrémité antérieure et de l'autre se fixent en arrière à la membrane basilaire, en outre ils viennent en partie se confondre avec les muscles qui partent du point de fixation de la poche pharyngienne sur la paroi externe du pharynx. La présence de ces fibres nous explique l'extrême contractilité de la partie antérieure et cet autre fait que, sur l'animal conservé, la bouche semble située presque à l'extrémité antérieure du corps.

Les glandes cutanées, qui forment une couche sous-épithéliale, doivent d'après la coloration qu'elles prennent, appartenir à deux genres différents : 1° des glandes céphaliques, très nombreuses, avec des conduits excréteurs très longs, qui renferment un produit de sécrétion se colorant en rose avec le hæmalun. Ces glandes débouchent en avant de l'ouverture pharygienne. Ce même produit de sécrétion est contenu dans les glandes sous-cutanées de la surface du corps, très nombreuses, qui ont des conduits beaucoup plus courts que les premières. 2° A l'extrémité postérieure, nous trouvons de nombreuses glandes caudales qui sécrètent un produit formé de granulations d'un brun clair. L'ouverture buccale se trouve en avant du cerveau. Sur l'animal conservé, elle paraît être située tout à fait à l'extrémité antérieure, ce qui provient de la contraction complète de la partie pseudorostrale. Le pharynx est énorme, il mesure, sur un exemplaire conservé et fortement contracté, une longueur de 2,7 millimètres, et il possède un diamètre de $0^{mm},25$. La poche pharyngienne se fixe au milieu de la longueur du pharynx; sa paroi présente des muscles longitudinaux, mieux

développés que les muscles circulaires. Le recouvrement épithélial du pharynx et de la poche est à peine visible et réduit pour ainsi dire à une simple membrane. La musculature du pharynx est très bien développée et très distincte. J'ai pu constater avec certitude qu'il n'y a pas d'inversion des couches musculaires, comme on le constate chez les autres Plagiostomides, étudiés à ce point de vue. La disposition des muscles, par conséquent, est la suivante : la paroi externe du pharynx est recouverte d'une couche de muscles longitudinaux externes et circulaires internes; il en est de même pour la paroi intérieure du pharynx. Les fibres radiaires reliant les deux parois sont très nombreuses. En avant, nous trouvons près de la paroi interne, dans le parenchyme du pharynx, une douzaine de faisceaux musculaires formant un sphincter très développé. La couche externe des fibres longitudinales est surtout très développée sur le côté externe du pharynx, depuis la partie antérieure jusqu'à l'endroit où vient se fixer la poche pharyngienne, c'est-à-dire un peu en dessous du milieu du pharynx. De ce point partent une partie des faisceaux musculaires longitudinaux qui servent à la projection et à la rétraction du pharynx, et qui dans ce but se dirigent soit en avant, soit en arrière, en se fixant à la membrane basilaire de l'épithélium du corps. En arrière de ce point et sur tout le reste du pourtour, les fibres longitudinales toujours externes sont réduites à une mince lamelle musculaire. Entre les muscles radiaires du pharynx se trouve un nombre considérable de cellules glandulaires très grandes. A leur base, elles contiennent un noyau, entouré d'un protoplasma qui ne se colore presque pas avec le hæmalun. En avant, elles présentent des produits d'excrétion sous la forme de flocons ou de petits nuages et qui, placés à la base du conduit excréteur de la cellule, sont colorés en bleu par le hæmalun. Ces cellules sont surtout nombreuses dans la moitié postérieure du pharynx, tandis qu'en avant, les parties du pharynx situées entre les fibres radiaires sont surtout occupées par des cellules parenchymateuses.

Le tube intestinal s'étend de l'extrémité postérieure du pharynx jusqu'à l'extrémité caudale du corps. La paroi est formée d'un épithélium à cellules distinctes, de grandeur très variable, et

présentant de nombreux cæcums latéraux et dorsaux, assez profonds chez certains individus (fig. 2). Il semble par place que ce sont les glandes vitellogènes situées immédiatement contre la paroi de l'intestin qui produisent ces évaginations. Peut-être sont-elles aussi en partie l'effet de la contraction considérable qu'ont subie ces animaux par suite de la fixation par le sublimé.

Dans sa partie postérieure où les glandes sexuelles n'existent pas, l'intestin paraît être nettement délimité du parenchyme du corps par une membrane très mince. Entre les cellules de l'intestin, nous trouvons de grandes cellules pigmentaires complètement remplies de granulations brunes. De pareilles cellules se trouvent aussi, mais en moins grand nombre, dans le parenchyme adossé à la paroi de l'intestin. Ce sont ces cellules qui produisent les taches brunes qu'on aperçoit sur l'animal vivant et comprimé.

Le cerveau, relativement petit, est recouvert d'une couche de cellules ganglionnaires particulièrement nombreuses sur les côtés, plus rares et espacées dans la partie médiane. La forme du cerveau est celle d'un cylindre allongé, situé transversalement au-dessus du pharynx (longueur $0^{mm},18$, diamètre $0^{mm},06$). De ce centre nerveux partent cinq nerfs, dont les plus développés sont : la paire qui se dirige directement vers l'extrémité antérieure et celle qui court parallèlement à l'intestin jusqu'à la partie postérieure. La place qu'occupe l'œil est particulière à cette espèce; en effet, loin de reposer directement sur la masse cérébrale, comme chez les autres espèces, l'œil est déplacé d'une façon notable ($0^{mm},06$) et il est situé en avant sur le nerf qui se dirige dans la partie antérieure. L'œil se compose d'une cupule à granulations pigmentaires, assez grosses, présentant une coloration brune et renfermant trois corps lenticulaires. Je n'ai pas vu la rigole vibratile.

Les organes sexuels donnent entrée dans un atrium peu développé qui débouche lui-même presque à l'extrémité postérieure. Près de l'entrée du pénis dans l'atrium débouchent de nombreuses glandes unicellulaires. Les organes sexuels mâles se composent des follicules testiculaires et du pénis; ce dernier, assez grand, est formé d'une vésicule séminale vaste, qui com-

munique par un canal court et étroit, pourvu d'un sphincter, avec une cavité ovoïde un peu plus grande que la vésicule séminale et dans laquelle est renfermé le pénis proprement dit. Ce dernier est très long et contourné dans la cavité qui l'entoure. L'appareil entier est recouvert d'une couche musculaire, circulaire et longitudinale, et tapissé d'un épithélium qui n'est pas partout nettement développé.

Suivant l'âge de l'individu, les testicules sont plus ou moins bien développés; ils sont situés sur le côté ventral, où ils forment une masse de follicules d'où partent deux courts canaux déférents, qui entrent, sur le côté ventral, dans la vésicule séminale. Les testicules s'étendent de l'ovaire jusque dans le voisinage du pénis. Les follicules renferment de longs spermatozoïdes que je n'ai malheureusement pu étudier sur le vivant.

Les ovaires sont pairs et se trouvent sur les côtés latéraux du corps. Ils ont une longueur de $0^{mm},67$ (sur l'animal conservé) et renferment des œufs qui, à l'état mûr, ont une grandeur considérable. Le corps protoplasmique a un contour irrégulier et mesure $0^{mm},08$, le noyau ($0^{mm},027$) est entouré d'une membrane nette et renferme un nucléole contenant une ou plusieurs vacuoles.

Les glandes vitellogènes, énormément développées, occupent une grande partie de l'espace situé entre l'intestin et la paroi du corps, et ce n'est qu'aux extrémités du corps que le parenchyme peut se développer librement. Elles s'étendent sur le côté dorsal, latéral et ventral, depuis la poche pharyngienne jusqu'à la partie postérieure, et se présentent comme une masse compacte de grandes cellules à forme irrégulière, appliquée intimement contre l'intestin. Je n'ai pu trouver ni oviductes, ni conduits déférents des glandes vitellogènes.

Plagiostoma violaceum, nov. spec. (Pl. XX. fig. 5 à 8.)

J'ai trouvé cette espèce parmi les Algues rouges, devant la Station zoologique.

L'animal a une longueur qui varie entre 1,5 millimètre et 2 millimètres. Il a la forme générale des Plagiostomides et

présente à l'œil nu une coloration gris clair. Sous le microscope, nous voyons un pigment réticulaire violet disposé de la façon suivante : derrière les yeux se trouve une bande transversale relativement assez large, et composée d'un réticulum dense dont les mailles sont formées de granulations pigmentaires. De cette bande part de chaque côté du corps une bande moins large que l'autre, s'étendant jusqu'au tiers postérieur du corps. Le réticulum de ces deux bandes est beaucoup plus lâche que celui de la bande transversale.

Quelques exemplaires présentaient sur toute la surface du corps une distribution uniforme de ce pigment réticulaire, mais l'on pouvait toujours distinguer la disposition des trois bandes précitées. Les yeux sont au nombre de deux et de couleur brun-rougeâtre.

Le pharynx est très petit et se place en avant du cerveau ; il débouche à l'extrémité même de la partie antérieure du corps. Ce Turbellarié rentre par la situation de son ouverture buccale dans le groupe des *Plagiostoma Fabrei*, *philippinense*, *rufodorsatum*, *dioicum et ochroleucum*.

L'épithélium possède une épaisseur de $0^{mm},0072$. On ne peut pas distinguer les limites des cellules épithéliales. Leurs noyaux se trouvent à des distances irrégulières ; ils se colorent très peu. Le protoplasme de ces cellules est strié comme chez *Plagiostoma Fabrei* et renferme des vacuoles claires. La cuticule et la membrane basilaire sont très minces ; c'est la raison pour laquelle on ne peut pas décider la question de savoir si les vacuoles claires contenues dans le protoplasme communiquent d'un côté avec l'extérieur, par un canal traversant la cuticule, et de l'autre côté avec le parenchyme par un conduit passant à travers la membrane basilaire. Je n'ai pu voir ni rhabdites, ni pseudorhabdites dans l'épithélium ; ils ont probablement été détruits par les différents réactifs.

La couche musculaire qui se trouve sous la membrane basilaire est très faible et consiste en fibres longitudinales et circulaires ; les fibres diagonales manquent.

Des glandes cutanées unicellulaires sont plutôt rares, c'est seulement à la partie antérieure du corps qu'elles se trouvent

en plus grand nombre ; elles renferment un produit de sécrétion, granuleux et brun. — Ces glandes céphaliques débouchent en dessus et des deux côtés de l'ouverture buccale; en outre, il se trouve des amas de cellules glandulaires autour du pore génital. Leur produit de sécrétion se colore en bleu avec le hæmalun. A l'extrémité postérieure débouchent des glandes semblables aux glandes céphaliques.

L'ouverture buccale se trouve à l'extrémité antérieure; elle conduit dans une poche pharyngienne; celle-ci présente d'abord une partie tubulaire courte, s'élargissant ensuite pour entourer le pharynx. Elle se fixe à la paroi du pharynx, à la partie moyenne de sa longueur.

Le pharynx est très petit, il a une longueur de $0^{mm},072$ et un diamètre de $0^{mm},045$. Ses parois ont une épaisseur de 0,018 millimètre. La musculature est très faible, mais montre les trois systèmes musculaires nettement développés. Elle se compose de fibres longitudinales, de fibres circulaires et de fibres radiaires. Sur toute l'étendue du canal pharyngien, la disposition des muscles est la suivante : d'abord une couche de fibres longitudinales externes, puis immédiatement en dedans une couche de fibres circulaires. Sur la paroi externe du pharynx la disposition est identique dans la moitié postérieure, jusqu'à l'endroit où la poche pharyngiennne vient s'y fixer. De là jusqu'à l'extrémité antérieure dû pharynx la disposition des couches est inverse, c'est-à-dire que les fibres circulaires passent à l'extérieur, tandis que les fibres longitudinales sont placées en dedans. Les fibres radiaires sont très fines et vont de la paroi interne à la paroi externe du pharynx. La petitesse du pharynx ne permet pas de distinguer nettement les cellules glandulaires qu'il contient, des cellules parenchymateuses qui ont presque le même aspect. Sur une coupe sagittale (fig. 6) passant par la ligne médiane du corps, on aperçoit à l'endroit où se produit le changement dans la disposition des fibres musculaires, une partie des muscles longitudinaux se diriger vers la paroi du corps et se fixer à la membrane basilaire. A la partie postérieure du pharynx, on voit de même se fixer sur le côté dorsal et sur le côté ventral un faisceau

de fibres longitudinales qui longe l'intestin sur une faible étendue et semble se perdre ensuite dans le parenchyme.

L'intestin, dans la partie qui fait suite au pharynx, forme une espèce d'œsophage dont les parois sont formées de cellules cylindriques très courtes. C'est au-dessus de cette partie pseudo-œsophagienne qu'est situé le cerveau. C'est probablement ce dernier qui, à cause de sa proximité avec la paroi de l'œsophage, empêche le développement en longueur des cellules de cette paroi. Car on peut remarquer que, tout de suite en arrière du cerveau, les cellules de la paroi œsophagienne augmentent très vite de grandeur pour atteindre le maximum de leur longueur. L'intestin s'étend dans le sens de la longueur du corps jusque vers le pénis, au-dessus duquel il envoie un étroit diverticule. Une membrane propre d'enveloppe manque à l'intestin; de plus, on ne peut pas distinguer bien nettement les limites entre le parenchyme du corps et la muqueuse de l'intestin. Les cellules de celle-ci forment une masse protoplasmique dans laquelle il est impossible d'apercevoir les parois cellulaires. Les noyaux de ces cellules se trouvent à la base, dans un protoplasme plus dense. La partie proximale de la cellule est vacuolaire et renferme en outre des granulations irrégulières.

Le cerveau, comme nous l'avons déjà indiqué, se trouve derrière le pharynx. Il a une forme cylindrique et il présente dans sa partie médiane, une légère dépression circulaire. Il a une largeur de $0^{mm},10$ et possède un diamètre d'environ $0^{mm},04$. Il est couvert d'une couche de cellules ganglionnaires, particulièrement épaisse aux deux extrémités. Du cerveau partent six paires de nerfs, donc une paire de plus que chez les autres Plagiostomides : la première paire, qui prend naissance en avant et qui se dirige vers l'extrémité antérieure, la deuxième partant du côté ventral et antérieur du ganglion innerve probablement la rigole vibratile que je n'ai pu voir qu'indistinctement. La troisième, la plus volumineuse, sort du ganglion à sa partie postérieure et se dirige le long de l'intestin qu'elle suit, sur le côté ventral jusqu'à l'extrémité du corps. La quatrième prend naissance sur le côté dorsal du ganglion et innerve la partie dorsale du corps. La cinquième est celle du nerf latéral; elle prend

naissance en arrière des yeux. La sixième part au-dessous du nerf longitudinal et innerve les parties latérales et ventrales du corps situées en dessous du ganglion.

Les organes des sens sont représentés par des yeux et une rigole vibratile. Les yeux, au nombre de deux, sont situés en avant du corps, et ils sont enfoncés dans la partie latérale et antérieure du ganglion nerveux. Ils sont très grands, de 0,021 millimètre de diamètre. Ils sont formés d'une capsule pigmentaire formée de grosses granulations brunes. Cette cupule renferme trois corps réfringents. La rigole vibratile, très peu distincte, se trouve sous le cerveau.

Organes sexuels. — Les testicules sont représentés par des follicules testiculaires. Ces follicules sont situés en deux séries longitudinales, une de chaque côté de la ligne médio-ventrale du corps. Au milieu de la série nous voyons que, dans une courte étendue, le nombre des follicules est doublé (fig. 7). Ces testicules s'étendent depuis le pharynx jusque près du pénis. Le canal déférent se présente sous forme d'un tube pair de structure complexe. Il court entre l'intestin et les testicules; ses parois sont formées d'un épithélium vibratile épais. Un certain nombre de canalicules latéraux aspirent les produits sexuels des follicules et les conduisent dans les canaux déférents, qui se réunissent au moment d'entrer dans le pénis. Les spermatozoïdes ont la forme de fuseaux très allongés qui présentent un fil axial non spiral et se colorant plus fortement.

Le pénis se rapproche dans sa structure de celui de *Monoophorum* et *Cylindrostoma*. Il consiste en une grande vésicule séminale, tapissée d'un épithélium et d'un tube pénial. Le pénis s'invagine d'abord jusque vers l'ouverture de la vésicule séminale; puis il descend et remonte dans l'atrium, avec les parois duquel il se confond (fig. 8). Les parois de cet organe sont revêtues d'une musculature circulaire interne et longitudinale externe. Sur la face ventrale, au point où se confondent les parois de l'atrium avec celle du pénis, viennent déboucher un groupe de cellules glandulaires qui renferment un produit de sécrétion de couleur brune, semblable à celui que contiennent les glandes céphaliques et caudales. Le pénis donne entrée dans

un atrium relativement petit, tapissé aussi d'un épithélium et que revêt une couche musculaire semblable à celle du pénis. L'atrium débouche près de l'extrémité postérieure et est entouré, comme nous l'avons dit, de cellules glandulaires nombreuses.

Les organes femelles entourent l'intestin sur le côté dorsal et latéral. L'ovaire a une longueur de $0^{mm},18$; il est situé latéralement, le long de l'intestin. Il s'appuie par son côté dorsal contre les glandes vitellogènes, qui sont situées entre l'intestin et la paroi dorsale du corps. L'ovaire est distinct de la glande vitellogène et présente cette particularité que les œufs qui sont le plus près d'être mûrs ne sont pas rassemblés à la partie postérieure, mais sont dispersés irrégulièrement dans la glande. L'œuf mûr mesure $0^{mm},035$; son protoplasme se colore assez fortement et contient un noyau entouré d'une membrane très nette. Ce dernier montre très distinctement un réticulum protoplasmique à mailles lâches. Le nucléole, grand, se colore très fortement et renferme une ou plusieurs vacuoles. Le protoplasme de la cellule est dense, il renferme de grosses granulations disposées à la périphérie; chez les œufs qui ne sont pas encore mûrs, on les trouve dans tout le protoplasme. De même on trouve, assez rarement, dans le protoplasme de la cellule-œuf, des noyaux provenant de cellules parenchymateuses qui ont été englobées par la cellule-œuf. Ce fait a déjà été signalé par **von Graff**[1] et **Boehmig**[2]. Les glandes vitellogènes recouvrent avec leurs follicules le côté dorsal et en partie latéral de l'intestin. Je n'ai pu voir les conduits de ces glandes.

Monoophorum durum[3], nov. spec. (Pl. XX, fig. 9 à 13.)

J'ai donné ce nom à cette espèce du genre *Monoophorum* créé par **Boehmig**[4], à cause de la grande résistance de ses téguments

1. L. von Graff, Monographie der Turbellarien. Leipzig, 1882.
2. L. Boehmig, Untersuchungen über rhabdocoele Turbellarien. — II. Plagiostomina und Cylindrostomina Graff. 313 p., 9 pl. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, Bd. XLI, 1891.
3. Dans une note préliminaire (note faunique sur les Turbellariés Rhadocœles de la baie de Concarneau (*C. R. Soc. Biol.*, *Paris*, 1896, p. 1011-1013), j'ai cité cette espèce sous le nom de *Allostoma durum*; une étude plus approfondie m'a montré qu'elle appartenait au genre *Monoophorum*.
4. L. Boehmig, *loc. cit.*

à la pression. En effet, lorsqu'on recouvre d'une lamelle un Turbellarié, il s'aplatit, tandis que celui-ci, en se contractant en boule, glisse entre le porte-objet et la lamelle sans pouvoir être pris entre eux. Les observations sur l'animal vivant sont donc rendues par cela extrêmement difficiles, pour ne pas dire impossibles, et l'on est presque toujours forcé d'écraser l'animal pour pouvoir l'étudier.

Monoophorum durum est de petite taille (longueur 1 millimètre). Il est court et large; sa forme est celle d'un ovoïde dont la partie la plus pointue est située à l'extrémité postérieure; la partie antérieure, uniformément arrondie, porte quatre yeux derrière lesquels se trouve un sillon vibratile, nettement visible chez l'animal nageant librement. La coloration est d'un gris clair. L'épithélium est d'une structure très complexe. A en juger d'après le nombre restreint de noyaux, assez régulièrement espacés les uns des autres, les cellules épithéliales, dont on ne peut pas distinguer les parois, doivent être assez grandes.

Les noyaux ont une forme irrégulière (diamètre env. $0^{mm},0036$) et ne présentent pas une surface ovale unie, comme à l'ordinaire, mais montrent au contraire une surface bosselée.

Dans le protoplasme de la cellule, on peut distinguer deux couches différentes : une couche externe qui ne se colore pas du tout, et une zone basale interne qui prend une coloration bleue avec le hæmalun. Tout le protoplasme est strié perpendiculairement à la surface du corps; il renferme des pseudorhabdites qui sont presque exclusivement disposés sur le côté ventral et des vacuoles ovales particulièrement nombreuses sur le côté dorsal, qui d'un côté débouchent à l'extérieur et de l'autre traversent par un court et étroit canalicule la membrane basale pour entrer dans les espaces lacunaires du parenchyme du corps (fig. 9). Cette communication singulière du parenchyme avec l'extérieur, très facile à constater ici et qui nous rappelle les pores dorsaux des Oligochætes, a été signalée par **Boehmig**[1] chez plusieurs espèces de Plagiotomides et par nous-même[2] chez le genre *Derostomum*. Ces vacuoles renferment de

1. L. Boehmig, *loc. cit.*
2. O. Fuhrmann, Die Turbellarien der Umgebung von Basel. 2 Taf. 75 p. *Revue suisse de zoologie*, t. II, 1894.

fines granulations très rares, se colorant fortement et tenues en suspension dans un liquide muqueux incolore, qui sur l'animal conservé fait souvent saillie à l'extérieur. Quelle est la fonction de ces vacuoles? D'après Boehmig, elles seraient chargées d'excréter une substance muqueuse provenant du parenchyme. Chez ces Turbellariés, l'excrétion peut donc se faire par trois voies différentes : 1° les substances solides qui ne peuvent être assimilées, et qui proviennent des restes de la digestion, telles que les carapaces de Crustacés et divers tests, sont éliminées par la bouche; 2° les substances liquides sont aspirées et expulsées par le système aquifère; 3° les substances visqueuses, muqueuses, sont accumulées dans ces vacuoles épithéliales, d'où elles sont expulsées à travers la cuticule.

La membrane basilaire est très épaisse et présente trois couches superposées; la première, touchant à l'épithélium, est mince et présente l'aspect d'une membrane chitineuse; les deux autres indistinctement ont une structure fibrillaire, la plus interne se colorant légèrement en bleu, tandis que celle qui est placée entre les deux autres reste incolore.

La musculature se compose de fibres circulaires et longitudinales. Ces dernières sont réunies en bandes très larges et relativement peu espacées. Nous pouvons distinguer en outre quelques faisceaux de fibres dorso-ventrales, dans la partie céphalique en arrière du cerveau. La musculature des différents organes sera étudiée plus loin.

Les glandes cutanées sont distribuées sur toute la surface sous-épidermique du corps, mais elles sont surtout très nombreuses sur la face ventrale. Les glandes céphaliques se trouvent toutes sur le côté ventral et débouchent un peu en arrière de l'extrémité antérieure du corps. Il faut admettre l'existence de deux espèces de glandes, d'après la coloration différente que présentent leurs produits d'excrétion : les unes, en effet, ont leurs conduits excréteurs remplis de granulations brunes, tandis que les autres contiennent une substance se colorant en bleu avec le hæmalun. Les premières débouchent un peu plus en avant que les autres, et on peut apercevoir sur la face ventrale antérieure du corps les conduits de ces cellules d'excrétion qui traversent

l'épithélium et forment à la surface une zone de pores situés très près les uns des autres. Sur toute la face ventrale se trouve une couche serrée de glandes cutanées de grandes dimensions; cette couche est plus prononcée à la partie postérieure, où elle forme les glandes caudales qui entourent surtout le pore génital. Nous étudierons les glandes du pharynx et celle du pénis avec les organes dont elles dépendent.

L'ouverture buccale chez cette espèce est située à la partie postérieure du corps et présente ce caractère particulier aux Cylindrostomides de coïncider avec le pore génital. Le pharynx rappelle beaucoup celui des Triclades par sa forme allongée et sa position, et par ce fait qu'à l'endroit où il se fixe dans la cavité pharyngienne, la musculature qui le sépare du parenchyme du corps est extrêmement faible.

Sur une coupe transversale du pharynx, nous trouvons de l'extérieur à l'intérieur les couches suivantes : fibres longitudinales, fibres circulaires, puis le parenchyme du pharynx renfermant les muscles radiaires et les conduits des glandes salivaires, et de nouveau une couche de muscles longitudinaux et une couche de muscles circulaires. Par cette énumération, on voit qu'il y a inversion des couches musculaires, puisque les fibres longitudinales, d'abord externes, se trouvent ensuite à l'intérieur. Ce changement dans l'arrangement des couches musculaires est surtout visible à la partie antérieure du tube pharyngien; il existe aussi à la partie postérieure; mais il est fort peu apparent, étant donnée la faiblesse de la couche musculaire qui relie la paroi externe à la paroi interne du tube. L'appareil pharyngien tout entier est revêtu d'un épithélium très mince, très réduit, et ne renfermant qu'un petit nombre de noyaux. Autour du pharynx, dans le parenchyme, se trouvent de nombreuses cellules glandulaires, très grandes, dont les conduits entrent dans le tube pharyngien, le traversent dans sa longueur et débouchent à son extrémité libre. Au pharynx se fixent de nombreux muscles rétracteurs dont on peut distinguer trois paires. Le pharynx conduit dans un intestin bien délimité, et que sépare du parenchyme une membrane qui semble lui être propre. Il s'étend jusque dans le voisinage du cerveau.

Le *cerveau*, situé à l'extrémité antérieur du corps, plutôt du côté ventral, a la forme d'un trapézoïde. L'étranglement médian est donc très peu accentué. La partie antérieure est richement innervée par quatre paires de nerfs ; une cinquième paire, plus forte que les autres, part en arrière sur le côté ventral jusqu'à l'extrémité postérieure ; ce sont les deux nerfs longitudinaux.

Il y a deux paires d'yeux, dont l'antérieure est presque de moitié plus petite que la paire postérieure. Les cupules pigmentaires ont leurs ouvertures tournées l'une contre l'autre.

La fossette ciliaire se trouve derrière les pores excréteurs des glandes cutanées céphaliques. Elle n'est visible que sur l'animal nageant librement, et naturellement aussi sur les coupes. Les cellules épithéliales de cette fossette ne possèdent ni rhabdites ni pseudo-rhabdites, mais renferment des cellules tactiles qui ont été décrites par Bœhmig[1].

Organes sexuels. — Les testicules sont folliculaires chez le genre *Monoophorum*. Ces follicules sont situés dans le parenchyme de la partie antérieure du corps et enveloppent la partie antérieure de la masse cérébrale, sauf du côté ventral. Ils renferment des spermatozoïdes filamenteux, très longs avec la moitié antérieure légèrement épaissie (fig. 13).

Les deux canaux déférents courent le long des côtés latéraux de l'intestin. Avant d'entrer dans les vésicules séminales, ils se gonflent fortement pour constituer les fausses vésicules séminales. Quant aux véritables vésicules séminales, elles présentent une paroi musculaire dont l'intérieur est tapissé de restes épithéliaux. La partie postérieure des deux vésicules séminales est étirée en un tube qui se rend dans le pénis. Les parois du pénis, formées d'une musculature longitudinale et circulaire, sont recouvertes d'un épithélium à cellules presque cubiques. La portion du pénis qui peut s'évaginer présente de nombreux plissements (fig. 11).

Il va sans dire qu'autour du pénis se trouvent de nombreuses glandes qui débouchent dans sa partie antérieure. L'atrium

1. Boehmig, *loc. cit.*, Taf. XXI, fig. 21.

génital se réunit avec la cavité pharyngienne pour déboucher par un pore unique génito-buccal.

Les organes femelles se composent d'un ovaire et d'une glande vitellogène intimement réunis. A l'origine ces deux glandes sont paires, mais elles se confondent chez l'animal adulte en une glande unique vitello-germigène. L'ovaire est situé sur le côté dorsal et repose sur l'intestin. Il a la forme d'un ovoïde allongé dont le petit axe est dans le plan médian du corps. Dans la région médiane et postérieure de la glande ovarienne se trouve une masse protoplasmique distincte se colorant très peu, et renfermant un certain nombre de noyaux. Bœhmig[1] admet que cette masse protoplasmique sert de plasma nutritif pour les cellules-œufs et il est porté même à la considérer comme l'endroit où naissent les cellules-œufs. Chez *Monoophorum durum* cette masse protoplasmique n'est entourée que de cellules-œufs mûres et les jeunes œufs naissent au bord antérieur et surtout des deux côtés de l'ovaire.

L'œuf mûr a un diamètre de $0^{mm},047$. Le noyau, très grand, mesure $0^{mm},022$ et renferme un grand mucléole richement vacuolisé. Dans l'œuf mûr des Plagiostomides ces vacuoles se réunissent généralement en une seule ; ici, par contre, elles restent indépendantes.

Les glandes vitellogènes, de forme allongée, sont latérales et accolées à l'ovaire. Les vitelloductes sont larges et placés des deux côtés du corps ; ils s'ouvrent dans l'atrium. Dans leur partie antérieure, les glandes vitellogènes envoient un prolongement de chaque côté de l'intestin directement en arrière du cerveau. Ces deux prolongements se réunissent sur le côté ventral, formant ainsi un anneau autour du tube digestif antérieur. La structure des jeunes cellules vitellogènes est tout à fait semblable à celle des jeunes cellules ovariennes. C'est dans le cours de leur développement et par suite de leurs fonctions différentes que leur structure se modifie.

Un appareil singulier est la bourse copulatrice. Chez *Monoophorum striatum*, décrit par Boehmig, elle débouche dans

1. Boehmig, *loc. cit.*, p. 442.

l'atrium génital [1], tandis que chez l'espèce que nous décrivons elle s'ouvre sur le côté dorsal de l'extrémité caudale de l'animal comme chez les représentants du genre *Cylindrostoma*. Ce fait nous montre qu'il faut dorénavant supprimer dans la diagnose du genre *Monoophorum* ce caractère anatomique de l'appareil génital, à savoir que la bourse séminale *communique* avec l'atrium génital. Elle s'étend, en forme de massue, au-dessus du pharynx et de l'intestin jusque dans le voisinage de l'ovaire. Sa paroi est recouverte d'une musculature longitudinale et circulaire et tapissée d'un épithélium; autour du pore se trouve un sphincter très distinct. L'extrémité antérieure de la bourse va jusque vers l'ovaire, qu'il touche sur une courte étendue. La paroi antérieure de la bourse est très mince et sans musculature. La bourse même est remplie dans cette région d'une masse protoplasmique avec de nombreux noyaux, très probablement formée par une prolifération de l'épithélium qui tapisse la bourse. Cette masse protoplasmique est traversée par un canal (diamètre 0mm,036) qui s'ouvre d'un côté dans la bourse, de l'autre pénètre jusqu'au milieu de la glande ovarienne; il fait souvent dans cette dernière quelques tours en forme de spirale. Ce canal étroit, à paroi mince, est souvent rempli par un petit nombre (3 à 4) de spermatozoïdes dont on voit les extrémités sortir des deux côtés du canal.

A l'endroit où le canal sort de la bourse pour passer dans la masse protoplasmique de l'ovaire, dont nous avons parlé plus haut, il se trouve entouré d'un groupe de noyaux se colorant très fortement, ainsi que d'un sphincter qui empêcherait les spermatozoïdes de passer dans l'ovaire.

La bourse copulatrice renferme des masses de spermatozoïdes enroulés et les produits d'excrétion des glandes du pénis. Les spermatozoïdes doivent très probablement remonter le canal, traverser la masse protoplasmique et arriver ainsi en présence des œufs, qu'ils fécondent dans l'ovaire même.

1. Boehmig, *loc. cit.*, p. 445.

Macrorhynchus cœruleus, nov. spec. (Pl. XX, fig. 14 à 17.)

Cette espèce se trouve très fréquemment parmi les algues marines près du laboratoire. J'ai constaté aussi sa présence lors de mon séjour à Villefranche, près de Nice. *Macrorhynchus cœruleus* rappelle beaucoup le *M. mamertinus* Graff, décrit brièvement par **L. von Graff** [1].

La grandeur varie entre 1 et 2 millimètres. L'animal a la forme caractéristique des Proboscides; il est renflé à sa partie postérieure et il s'amincit en avant.

Il est d'une coloration bleu foncé que l'on ne trouve que sur le côté dorsal.

L'épithélium qui couvre le corps est légèrement coloré en brun. Il se compose de cellules épithéliales plutôt petites, principalement à l'extrémité antérieure, dont on voit très bien les contours sur les coupes horizontales. Leur forme est pentagonale ou hexagonale et leur diamètre mesure environ $0^{mm},027$; la hauteur est de $0^{mm},006$ à $0^{mm},0054$. Le noyau de forme ovale est très grand ($0^{mm},0036$ à $0^{mm},0054$). Sur une coupe transversale, le protoplasme de ces cellules semble se composer de deux sortes de plasmas : l'une homogène, se colorant peu, l'autre formée de granulations disposées en lames perpendiculaires à la membrane basilaire. Sur une coupe horizontale, ces granulations forment des mailles polygonales. Aux points d'intersection de ces polygones se trouvent implantés un ou plus rarement deux rhabdites, dont la longueur est d'environ $0^{mm},0054$. Ces rhabdites se trouvent donc en très grand nombre dans la peau, et ne manquent que dans l'épithélium qui environne et recouvre le rostre. Dans ce dernier, se trouvent des rhabdites plus courts et qui ne se colorent presque pas. La membrane basilaire est très mince. La musculature cutanée se compose de fibres circulaires très fines et très rapprochées, et de muscles longitudinaux larges de $0^{mm},0036$. A l'extrémité postérieure, ces muscles circulaires sont moins serrés et les bandes musculaires longitudinales se terminent par des fibres effilées. Le rostre a la même structure

1. L. von Graff, Zur Kenntniss der Turbellarien. *Zeitschrift für wiss. Zoologie*, Bd. XXIV, 1874, p. 153, et L. von Graff, *loc. cit.*, p. 327.

que celle qui a été décrite par **von Graff** pour les autres formes de ce genre. Mais chez notre espèce, nous trouvons que les muscles qui entourent le rostre sont plus fortement développés que chez les autres espèces du genre *Macrorhynchus*; ils jouent sans doute, comme l'a déjà exprimé **Hallez**[1], un rôle important dans la projection du rostre.

Les glandes cutanées sont surtout visibles à l'extrémité postérieure, où elles forment un amas considérable coloré en gris par le hæmalun (fig. 17). Elles débouchent sur la face ventrale, près de l'extrémité postérieure.

Dans le parenchyme, nous trouvons du côté dorsal de l'intestin des cellules remplies de granulations pigmentaires colorées en bleu chez l'animal vivant.

Le pharynx se trouve en arrière du cerveau, il donne entrée dans un intestin allongé, à cellules épithéliales très peu distinctes. La structure est la même que celle du même organe chez les Mésostomides. Contrairement à ce qu'a décrit **von Graff** pour les autres Proboscides, la cavité pharyngienne est très petite, c'est-à-dire que ses parois se fixent très près de l'extrémité antérieure du pharynx. Des deux côtés du cerveau sont placées de grandes glandes pharyngiennes dont les conduits pénètrent dans le pharynx.

Le cerveau présente sur une coupe horizontale une forme presque carrée avec une inflexion médiane assez prononcée. Sa largeur est de $0^{mm},063$ et le diamètre médian de $0^{mm},036$.

Les yeux, très grands, possèdent un pigment formé de grosses granulations brunes. Ils sont situés tout à fait à l'extrémité des deux proéminences antérieures du cerveau.

Organes sexuels. — Tout l'appareil sexuel se trouve en avant du pore génital unique, qui est situé dans le dernier tiers de la longueur du corps (fig. 16). Ce pore, entouré de nombreuses glandes, s'ouvre dans un atrium allongé, où viennent déboucher les conduits des organes génitaux femelles et plus au fond ceux des organes mâles.

Les conduits de l'atrium sont munis d'une musculature circu-

1. Hallez, Contribution à l'histoire naturelle des Turbellariés. *Travaux de l'Inst. zool. de Lille et de la station maritime de Wimereux*, fasc. II., Lille, 1897.

laire et longitudinale et sont tapissés d'un épithélium plus ou moins apparent.

L'appareil mâle se compose d'un réservoir destiné à contenir les produits de sécrétion des glandes à granules, avec appareil de copulation chitineux, et d'une vésicule séminale complètement séparée de lui. Le réservoir de sécrétion est allongé, possède une paroi musculaire très forte, d'une épaisseur de 0mm0054, unie, composée surtout de fibres circulaires. A son extrémité débouchent de grandes glandes à granules. L'organe de copulation se compose d'un piquant chitineux creux, long de 0mm,036, qui, loin d'être recourbé comme chez *Macrorhynchus mamertinus*, est au contraire droit; il s'élargit en forme d'entonnoir pour se fixer au réservoir des granules. Les produits de sécrétion passent par ce tube chitineux. A côté de ce réservoir débouche la vésicule séminale, très allongée, à parois musculeuses tapissées d'un épithélium. A son extrémité entrent les canaux déférents, qui partent non loin de l'extrémité postérieure des testicules. Les testicules sont très grands; ils forment deux sacs allongés sur les côtés latéraux du corps. Ils s'étendent en avant jusque dans le voisinage du rostre. Au point où le réservoir et la vésicule séminale débouchent dans l'atrium se trouvent deux grands amas de glandes à granules.

Les organes femelles sont situés plus à la face ventrale que les organes mâles. Les ovaires sont petits et renferment des œufs d'un diamètre maximum de 0mm,036. Les canaux vecteurs des ovaires se réunissent en un long oviducte qui reçoit le canal de la bourse copulatrice. Le conduit de la bourse copulatrice est pourvu d'un sphincter qui empêche au besoin le sperme de passer dans l'oviducte. Au point de jonction du conduit de la bourse avec l'oviducte se déverse le produit d'excrétion de nombreuses glandes dont les granulations sont très grosses et se colorent en bleu clair avec le hæmalun.

L'oviducte débouche sur le côté ventral dans l'atrium, près du pore génital. Les glandes vitellogènes sont très grandes, placées du côté dorsal de l'intestin.

Il ne m'a pas été donné d'observer l'utérus, n'ayant pas eu à ma disposition des exemplaires porteurs d'œufs.

Microstoma lucidum, nov. spec. (Pl. XX, fig. 18.)

Je n'ai rencontré de cette espèce qu'un nombre restreint d'individus; je n'en ai trouvé que deux exemplaires au fond de la baie de la Forest. Je l'ai rencontrée sous forme d'une colonie composée de quatre individus. Cette colonie atteignait une longueur de 1,5 millimètre. L'animal est transparent.

L'extrémité antérieure est tronquée et arrondie, l'extrémité postérieure présente la même disposition, mais la partie tronquée est plus courte. Dans l'épiderme se trouvent des groupes de rhabdites allongés et régulièrement disposés sur toute la surface du corps. Ces rhabdites ne dépassent pas l'épithélium, mais ils y sont entièrement contenus. On ne trouve pas à la partie céphalique de tache pigmentaire représentant les yeux. Les fossettes ciliées sont très peu visibles. La partie postérieure possède des cellules adhésives qui proéminent, surtout lorsque l'animal est fixé aux corps étrangers. L'intestin, de couleur jaunâtre, envoie en avant du pharynx un cæcum allongé.

Les organes sexuels n'étaient pas développés chez les individus que j'ai eus à ma disposition.

Explciation des figures de la planche XX.

Abréviations employées.

at, atrium génital.
c, cerveau.
cg, cellules ganglionnaires.
cp, cavité qui renferme le pénis.
ec, épithélium du corps.
eg, épithélium tapissant les conduits des organes génitaux.
ei, épithélium intestinal.
ga, glandes accessoires de l'appareil mâle.
gc, glandes cutanées.
gg, glandes du pore génital.
gp, glandes du pénis.
go, glandes de l'oviducte.
gcaud, glandes caudales.
gceph, glandes céphaliques.
gph, glandes du pharynx.
int, intestin.
mb, membrane basilaire.
mc, muscles circulaires.
md, muscles diagonaux.
ml, muscles longitudinaux.
mr, muscles radiaires.
mda, muscles dilatateurs de l'atrium génital.
mrp, muscles rétracteurs du pénis.
mrph, muscles rétracteurs du pharynx.
n, noyau.
o, cellule-œuf.
ov, ovaire.
ovd, oviducte.
p, pénis.
pa, parenchyme.
pg, pore génital.
ph, pharynx.
pi, pigment.
pph, poche du pharynx.
psh, pseudorhabdites.

rh, rhabdites.
rm, point de renversement des couches musculaires du pharynx.
rs, réservoir des granules.
sp, spermatozoïdes.
sph, sphincter.
st, soies tactiles.
t, testicules.
vd, vase déférent.
vit, glandes vitellogènes.
vs, vésicule séminale.
vex, vésicule excrétrice inter-épithéliale.

Plagiostoma Fabrei, nov. spec.

Fig. 1. — Animal dessiné d'après le vivant.
Fig. 2. — Une partie d'une coupe horizontale montrant les diverticules de l'intestin et les cellules pigmentaires qui se trouvent entre l'épithélium intestinal.
Fig. 3. — Reconstitution du pénis.
Fig. 4. — Musculature sous-épithéliale.

Plagiostoma violaceum, nov. spec.

Fig. 5. — Animal dessiné d'après le vivant.
Fig. 6. — Coupe sagittale et médiane menée par la partie antérieure, * espace produit par la contraction du ganglion cérébral.
Fig. 7. — Coupe transversale passant par la région de l'ovaire.
Fig. 8. — Coupe sagittale passant par le pénis.

Monoophorum durum, nov. spec.

Fig. 9. — Coupe transversale passant par l'épithélium du corps et montrant les pores et vésicules excréteurs qui mettent les lacunes du parenchyme en relation avec l'extérieur.
Fig. 10. — Coupe transversale passant par la région de l'ovaire.
Fig. 11. — Coupe transversale (un peu oblique) passant par la région du pénis.
Fig. 12. — La bourse copulatrice et l'ovaire vus du côté dorsal (reconstitution de deux coupes horizontales), *ca*, canal qui passe de la bourse à l'ovaire.
Fig. 13. — Spermatozoïde.

Macrorhynchus cœruleus, nov. spec.

Fig. 14. — *a*, cellules épithéliales, *b*, coupe longitudinale passant par l'épithélium du corps à la limite de séparation de la région épithéliale pourvue de rhabdites et de celle qui n'en possède pas.
Fig. 15. — Coupe transversale passant par la région des ovaires.
Fig. 16. — Reconstitution de l'appareil génital mâle et femelle vu du côté droit.
Fig. 17. — Coupe sagittale passant par l'extrémité postérieure du corps avec les glandes caudales.

Microsoma lucidum, nov. spec.

Fig. 18. — Rhabdites de l'épithélium du corps.

SUR

LES RAPPORTS DES CILS VIBRATILES AVEC LES CENTROSOMES[1]

Par **L.-F. HENNEGUY**

En examinant, au mois de juin dernier, des coupes de testicules de Lépidoptères, *Bombyx mori* et *Hyponomeuta cognatella*, je fus très surpris de trouver dans les ampoules, ne renfermant encore que des spermatocytes, des filaments partant des cellules et se terminant librement dans la cavité de l'ampoule. Je crus d'abord qu'il s'agissait d'une production artificielle, que les filaments résultaient de la coagulation par les réactifs fixateurs d'une substance albuminoïde, contenue dans le liquide ampullaire. Mais, en observant une dissociation de testicules pris sur l'animal vivant, je pus m'assurer que les filaments existaient réellement et qu'ils étaient insérés sur les spermatocytes au nombre de quatre par cellule. Je constatai en outre que ces filaments s'observaient également à la périphérie des cellules en voie de division. Sur des coupes fortement colorées par la safra-

1. Le terme de *centrosome* introduit par **Boveri**, en 1887, en cytologie, pour désigner la partie centrale de la sphère attractive de **Van Beneden**, a perdu depuis longtemps sa véritable acception. Comme le fait justement remarquer **Flemming** (Morphologie der Zelle. *Ergebnisse der Anat. u. Entw.*, 1897, p. 237), on a appelé à tort centrosome le *corpuscule central* de **Van Beneden**, qui correspond en réalité au *centriole* de **Boveri**. Mais le terme de centrosome est tellement devenu familier aux cytologistes français que je continuerai à l'employer, comme je l'ai fait jusqu'à présent, pour désigner le corpuscule ou corps central (*Centralkörper* des auteurs allemands), ce terme ayant l'avantage d'être précis et de ne pas prêter à confusion, d'autres formations ayant été appelées corps centraux.

nine, je pus voir qu'à la base des filaments, à leur point d'insertion sur le spermatocyte, se trouvent des petits corpuscules vivement colorés en rouge.

Je pensai à rapprocher le fait que je venais de trouver de l'observation de **Moore** (95) qui avait reconnu que les spermatocytes de seconde génération, chez les Sélaciens, présentent en un point de leur périphérie un petit filament en rapport avec la masse archoplasmique entourant le centrosome. **Moore** admettait que la cellule séminale traverse un stade flagellifère qui est comme un état précurseur de son état définitif.

Désirant rechercher l'existence de semblables filaments chez d'autres espèces d'Insectes et chez d'autres animaux, j'ajournai la publication de ma découverte à une époque ultérieure.

Dans le n° 1 du t. XIV de l'*Anatomischer Anzeiger*, portant la date du 29 septembre 1897, paraissait une note de **Meves** (97 b), dans laquelle il annonçait que dans les cellules séminales de différents Lépidoptères (*Pieris brassicæ*, *Mamestra brassicæ*, *Pygæra bucephala*, *Sphinx euphorbiæ*, *Sphinx ligustri*, *Harpya vinula*) il avait observé, en rapport avec les centrosomes, situés à la périphérie de la cellule, des filaments se terminant librement dans la cavité ampullaire. Sa description était accompagnée de deux figures qui ne laissaient aucun doute sur l'identité de sa découverte avec celle que j'avais faite de mon côté. Bien que nous soyons arrivés tous deux d'une manière absolument indépendante au même résultat, la priorité de la découverte appartient incontestablement à **Meves** et je ne puis que confirmer et préciser sur quelques points les faits qu'il a décrits.

Dans les ampoules renfermant des spermatocytes de première génération, les cellules, disposées en une seule couche contre la paroi interne, présentent chacune à leur extrémité libre quatre filaments ayant l'aspect d'un fragment de queue de spermatozoïde adulte, et mesurant environ 4 à 6 μ de longueur ; les filaments sont groupés par paires : les deux paires sont tantôt rapprochées, tantôt assez éloignées l'une de l'autre. **Meves** a vu à la base de chaque paire de filaments un corps colorable en forme de V dont la concavité est tournée vers la surface de la

cellule; chaque branche du V porte un filament libre dans la cavité de l'ampoule.

Je n'ai pu constater la disposition indiquée et figurée par **Meves**, et à la place de son corps en forme de V, j'ai trouvé deux corpuscules, généralement arrondis, ou légèrement allongés, mais indépendants (fig. 1). Dans les préparations dont la coloration n'était pas très précise, et provenant probablement de pièces moins bien fixées, je n'ai vu qu'un corpuscule unique

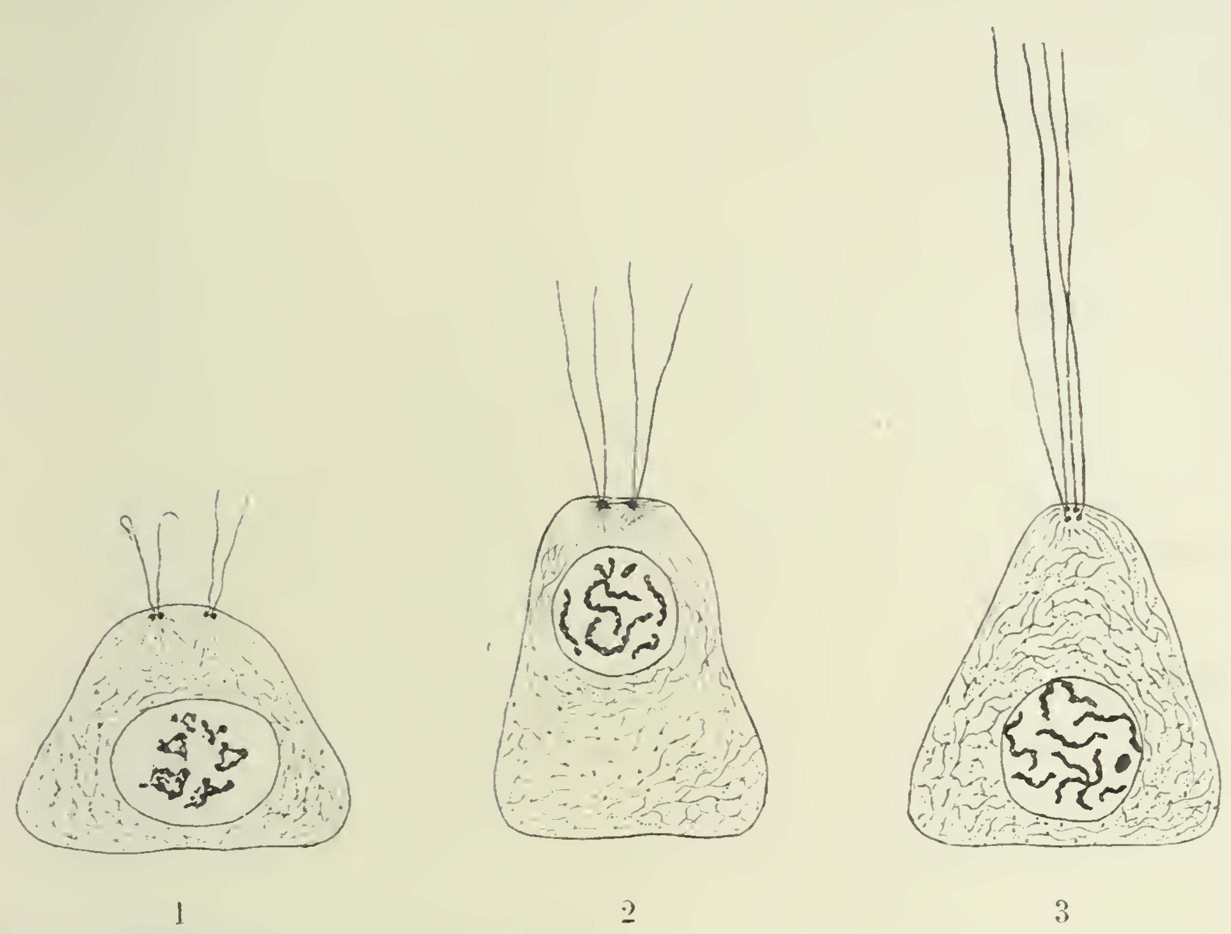


Fig. 1. — Spermatocyte de *Bombyx mori*.
Fig. 2. — Spermatocyte de *Bombyx mori*, montrant une centrodesmose entre les deux groupes de centrosomes flagellifères.
Fig. 3. — Spermatocyte de seconde génération de *Hyponomeuta cognatella*. L'extrémité flagellifère de la cellule est vue obliquement en surface.

plus volumineux, duquel partaient les deux filaments; ce corpuscule unique résultait sans aucun doute du rapprochement ou de la fusion des deux autres. Du reste, même dans les préparations bien fixées et bien colorées, les quatre corpuscules ne se voient pas toujours nettemeut; cela dépend de la manière dont ils se présentent sur la coupe de la cellule. **Meves** n'a pu reconnaître l'existence d'une sphère attractive autour des centrosomes en forme de V, ni de celle d'une centrodesmose reliant les deux centrosomes. Plus heureux que lui, j'ai constaté dans plusieurs cas, lorsque les deux paires de filaments étaient rapprochées,

un petit faisceau de filaments achromatiques, parallèles, réunissant les deux groupes de centrosomes et constituant par conséquent une centrodesmose primaire, qui disparaît quand les deux groupes s'éloignent l'un de l'autre (fig. 2). Que la centrodesmose soit visible ou qu'elle ait disparu, on voit presque toujours, sur les coupes provenant de testicules fixés par le liquide de Hermann, une irradiation de filaments achromatiques autour de chacun des groupes de centrosomes.

Meves a vu souvent à l'extrémité libre des filaments un renflement en forme de massue. Je ne crois pas que l'aspect qu'il a observé et que j'ai constaté également soit dû à un renflement de l'extrémité du filament : cette extrémité m'a paru être simplement recourbée en forme de crochet, et emprisonnant dans sa concavité un petit globule, beaucoup moins colorable par les colorants plasmatiques que le filament, et probablement de nature albuminoïde.

Les filaments en rapport avec les centrosomes s'allongent pendant l'accroissement des spermatocytes, et leurs extrémités libres ne présentent plus de pseudo-renflements.

Quand un spermatocyte se prépare à la division, il prend une forme ovoïde et les deux groupes de centrosomes, s'écartant de plus en plus l'un de l'autre, viennent se placer chacun à l'une des extrémités du plus grand diamètre de la cellule, en restant toujours en rapport avec les filaments et en conservant leur situation périphérique. A ce stade je n'ai jamais vu à la base des deux filaments qu'un seul corpuscule. Il est probable que les deux centrosomes se fusionnent à ce moment, ou sont tellement rapprochés qu'ils ne paraissent constituer qu'un centrosome unique (fig. 4). Celui-ci occupe le fond d'une petite dépression cupuliforme de la cellule. De cette dépression se détache un faisceau de filaments achromatiques, dont le centrosome occupe le sommet, et qui se dirige vers le noyau, pour constituer, en se réunissant avec le faisceau parti du pôle opposé de la cellule, le fuseau achromatique. Je ne décrirai pas ici tous les stades de la division de la cellule, je ferai seulement remarquer que c'est la manière dont se comportent pendant la mitose les corpuscules colorables qui existent à la base des filaments flagelliformes

dans la cellule à l'état de repos, qui nous autorise **Meves** et moi à considérer ces corpuscules comme de véritables centrosomes.

Je n'ai pu encore suivre complètement le sort des filaments flagelliformes et des centrosomes dans l'évolution des cellules testiculaires. On les retrouve encore au nombre de quatre dans les spermatocytes de seconde génération (fig. 3), mais ils sont alors beaucoup plus longs que dans ceux de première génération, et mesurent environ 30 µ. Dans les spermatides on ne voit plus qu'un seul filament, mais cependant, en général, deux centrosomes très rapprochés. Il se pourrait que ce filament, en apparence unique, soit double en réalité et provienne de l'enroulement ou

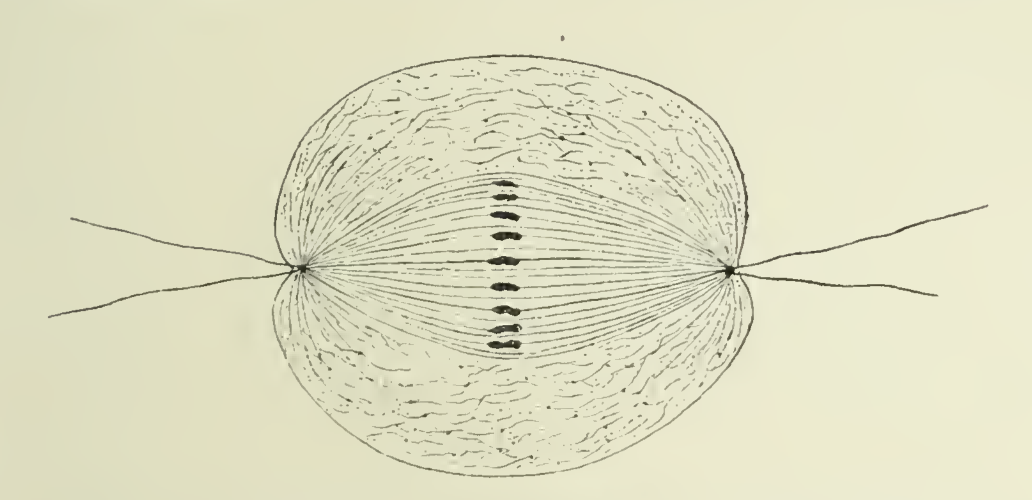


Fig. 4. — Spermatocyte de *Bombyx mori* en voie de division.

de la fusion des deux filaments qu'emporte la cellule-fille au moment de la seconde division des spermatocytes.

Je suis porté à penser que, chez les Lépidoptères, le ou les centrosomes avec leur filament s'éloignent de la périphérie de la spermatide pour venir se mettre en rapport avec le noyau et constituer le segment moyen avec le filament axile de la queue Le processus serait donc le même que chez la Salamandre, les Sélaciens et le Rat d'après les recherches de **Hermann** (97), **Meves** (97. *a*) et **Lenhossék** (98). Chez d'autres Insectes que les Lépidoptères, *Caloptenus italicus*, *Forficula auricularia*, *Gryllus campestris*, etc., j'ai vu très nettement, dans les premiers stades du développement des spermatozoïdes, deux grains colorés accolés à la partie postérieure du noyau, et en rapport chacun avec un petit filament, qui, après un court trajet, se réunissait à celui du côté opposé pour former le filament axile. Le segment moyen, chez certains Insectes, sinon chez tous, serait donc constitué

par deux centrosomes et le filament axile résulterait de l'accolement de deux filaments flagelliformes.

J'ai recherché sur d'anciennes préparations de testicules de diverses espèces d'Insectes s'il était possible de retrouver des centrosomes flagellifères, analogues à ceux des Lépidoptères, à la périphérie des spermatocytes. Chez *Pyrrhocoris*, *Forficula*, *Caloptenus*, etc., les loges testiculaires sont remplies de cellules pressées les unes contre les autres, de sorte que les filaments, s'ils existent, ne peuvent se développer librement. Cependant dans une loge testiculaire de *Pyrrhocoris* dont les cellules étaient un peu écartées les unes des autres sur certains points, j'ai pu voir à la périphérie d'un spermatocyte deux petits corpuscules colorés, très rapprochés desquels partaient deux petits filaments très courts faisant saillie à la surface de la cellule. Cette unique observation est évidemment insuffisante pour permettre d'en tirer une conclusion quelconque, et je me propose de poursuivre cette recherche dès que je pourrai me procurer de nouveaux matériaux d'étude. Mais *a priori*, en se basant sur les observations récentes des auteurs qui se sont occupés de spermatogenèse, on peut admettre que, pour tous les spermatozoïdes à filament caudal mobile, le filament axile a pour origine un filament flagelliforme se formant en rapport avec le centrosome, apparaissant soit de bonne heure dans les cellules-mères des spermatozoïdes, soit plus tardivement dans les spermatides.

Meves, dans sa note, rappelle un certain nombre d'observations antérieures qui montrent que la situation périphérique des centrosomes dans la cellule, et l'existence de filaments flagelliformes en rapport avec ces centrosomes, n'est pas un fait nouveau ni isolé.

K. W. Zimmermann (94), le premier, à la réunion de la Société anatomique à Strasbourg, en 1894, a montré des préparations de cellules épithéliales d'utérus de Femme, de gros intestin et de rein de Lapin, dans lesquelles il avait coloré, par l'hématoxyline au fer, des centrosomes situés à la surface libre de ces cellules.

M. Heidenhain et Cohn (97), dans différentes cellules épithéliales d'embryons de Canard de quatre jours, ont vu également deux petits centrosomes très nets situés loin du noyau, tout près de la

surface libre de la cellule, excepté dans quelques cas (cellules du canal de l'épendyme) où les centrosomes étaient dans l'intérieur de la cellule, vers le milieu de son axe longitudinal. Le microcentre superficiel était souvent composé de trois ou quatre granules se colorant par l'hématoxyline au fer.

Moore (95) dans les spermatocytes des Sélaciens et **Meves** (96) dans ceux de la Salamandre ont trouvé les centrosomes à la périphérie de la cellule.

D'un autre côté, **Zimmermann** (94) dans les cellules épithéliales des tubes urinifères intercalaires du Lapin a vu deux corpuscules, situés au milieu d'une petite protubérance de la cellule. Les deux corpuscules sont réunis entre eux par un filament extrêmement fin; du corpuscule situé le plus profondément part un filament qui se perd dans le cytoplasma, et du corpuscule le plus rapproché de la surface se détache un autre filament qui fait saillie et se termine librement dans la cavité du tube urinifère. **Zimmermann** pense qu'il y a une parenté entre les centrosomes et ces corpuscules, que ceux-ci ne sont peut-être qu'une modification des premiers.

Moore (95) dans les spermatides des Sélaciens, **Meves** (97 *a*) dans celles de la Salamandre, **Meves** (97) et **Lenhossék** (97) dans celles du Rat ont constaté que le filament axile de la queue du futur spermatozoïde naît en rapport avec le centrosome[1]. Avant eux, **Hermann** (89) avait constaté que, dans les spermatides de la Salamandre, du centrosome, situé entre le noyau et la surface de la cellule, part un petit filament intraprotoplasmique qui deviendra le filament axile de la queue du spermatozoïde.

Pendant que les zoologistes découvraient des formations filamenteuses en rapport avec les centrosomes dans les cellules testiculaires des Vertébrés et des Invertébrés, ainsi que dans certaines cellules épithéliales, les botanistes de leur côté signalaient des faits comparables chez les végétaux.

Webber (97) en étudiant, chez le *Zamia integrifolia*, le mode de développement des anthérozoïdes découverts par **Ikeno** (96) dans le tube pollinique du *Ginkgo biloba*, et par **Hirase** (97) dans

1. **Meves** (97*c*) a montré également que, chez l'Homme, le filament axile apparaît à la périphérie de la spermatide, et en rapport avec deux centrosomes.

celui du *Cycas revoluta*, a vu les cils vibratiles de ces anthérozoïdes se former aux dépens d'un corps particulier présentant les caractères d'un centrosome.

Dans la cellule génératrice qui se trouve à l'une des extrémités du tube pollinique après sa pénétration dans les tissus du nucelle, on voit près de chacune des extrémités du noyau allongé un corps sphérique se colorant en rouge par la safranine, lorsqu'on emploie la coloration triple de Flemming (safranine, violet de gentiane, orange G). Ce corps sphérique, qui mesure de 7 à 10 µ de diamètre, se montre tantôt complètement homogène, tantôt renfermant de petites vacuoles. Il est entouré de nombreux filaments de kinoplasma disposés radiairement. Ces deux corps ont donc, par leur situation, leur colorabilité et l'irradiation qui les entoure, tous les caractères de centrosomes ou de sphères attractives : Webber les désigne sous le nom de « centrosome-like bodies » (fig. 5).

Quand la cellule génératrice va se diviser, les deux corps centrosomiens subissent une transformation remarquable. Ils augmentent de volume, mesurent 18 à 20 µ de diamètre ; leur contenu présente une vacuolarisation encore plus évidente ; à leur périphérie se délimite une couche dense colorable, formant une sorte de membrane (fig. 6). Pendant ce temps apparaît dans le noyau, un fuseau multipolaire, qui n'a aucune connexion avec les corps centrosomiens. La membrane de ceux-ci, après la formation des noyaux-filles, se déroule en une sorte de ruban contourné sur lui-même et qui devient libre dans le protoplasma cellulaire (fig. 7 et 8). Ce ruban s'allonge considérablement et vient se placer tout à fait à la périphérie de la cellule-fille, dans la couche protoplasmique superficielle (Hautschicht) ; il s'enroule d'abord dans le plan équatorial de la cellule (fig. 9), puis, continuant à s'accroître, il constitue une bande formant une spirale de cinq à six tours, sur la surface de la cellule opposée à celle qui est accolée à la surface correspendante de l'autre cellule-fille (fig. 10).

Durant l'allongement de la bande d'origine centrosomienne, on voit apparaître sur la surface libre de celle-ci de nombreuses petites protubérances qui, en devenant de plus en plus proémi-

nantes et en s'effilant, forment autant de cils vibratiles. La bande ciliée spiralée des anthérozoïdes a donc pour origine un corps spécial qui, dans la cellule-mère, occupe par rapport au noyau la situation d'un véritable centrosome, qui, de plus, est le centre d'une irradiation protoplasmique et présente vis-à-vis des matières colorantes les mêmes réactions que les centrosomes.

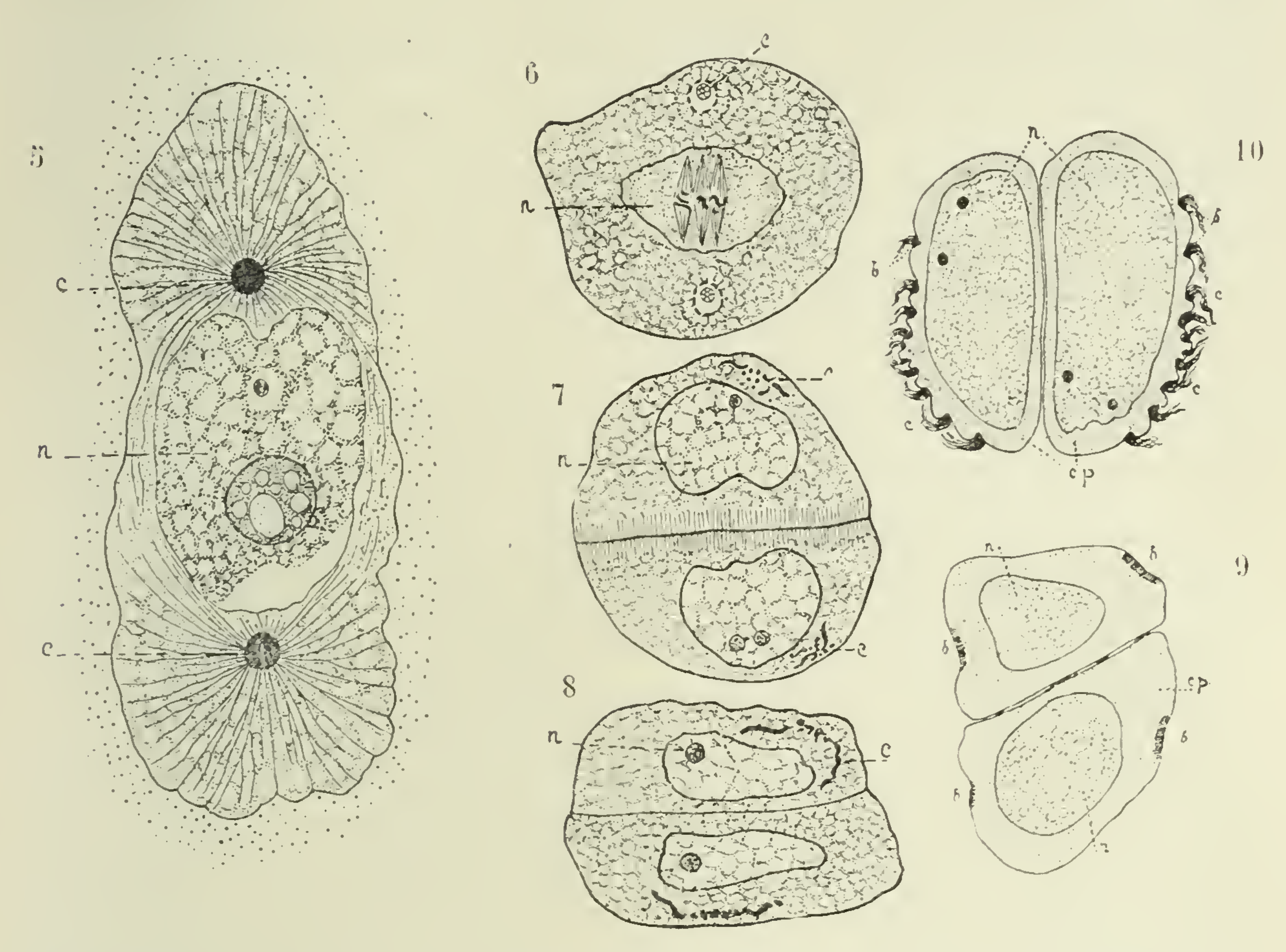


Fig. 5. — Cellule génératrice du tube pollinique de *Zamia integrifolia*, montrant aux deux extrémités du noyau, *n*, un corps centrosomien, *c*, entouré d'une irradiation. × 250 (d'après **Webber**).

Fig. 6. — Cellule génératrice, vue à un plus faible grossissement, en voie de division. *n*, noyau renfermant une figure achromatique pluripolaire; *c*. corps centrosomiens en voie de transformation. × 200 (d'après **Webber**).

Fig. 7. — Cellule génératrice à un stade plus avancé de la division. Les corps centrosomiens se déroulent en un ruban, dont on ne voit que des fragments sur la coupe. × 200 (d'après **Webber**).

Fig. 8. — Les deux cellules-filles provenant de la division de la cellule génératrice. Dans chacune d'elles, le ruban d'origine centrosomienne s'est rapproché de la périphérie et s'est allongé. × 200 (d'après **Webber**).

Fig. 9. — Coupe transversale de jeunes anthérozoïdes provenant de la division de la cellule génératrice, montrant à leur périphérie le ruban centrosomien qui a déjà décrit un tour de spire; *cp*, cytoplasma; *n*, noyau; *b*, bande spirale. × 200 (d'après **Webber**).

Fig. 10. — Coupe transversale d'anthérozoïdes presque mûrs ; *cp*, cytoplasma : *n*, noyau; *b*, bande spirale : *c*. cils. × 200 (d'après **Webber**).

Ce qui distingue ce corps d'un véritable centrosome, c'est qu'il n'intervient pas pendant la division du noyau, et qu'il subit avant cette division, puis durant la télophase des cellules-filles, une transformation remarquable aboutissant à la formation

d'une bande très allongée, origine de l'appareil ciliaire. **Webber**, tenant compte de ces différences, propose d'appeler *blépharoplaste* ce corps spécial pour le distinguer des autres organes cellulaires.

Chez *Ginkgo biloba*, **Webber** a retrouvé, dans la cellule génératrice, deux mois après la germination du tube pollinique, les deux sphères attractives décrites par **Hirase**, et qu'il assimile aux blépharoplastes du *Zamia*. Dans la cellule génératrice plus âgée il a vu, entre chaque corps centrosomien entouré de rayons et le noyau, une autre masse arrondie, plus volumineuse, dépourvue d'irradiation, et se colorant de la même manière que les corps centrosomiens et que le nucléole du noyau. Il ignore la signification de ces masses. L'auteur n'a pu suivre du reste, chez le *Ginkgo*, l'évolution de la cellule génératrice et la formation des anthérozoïdes, comme il a pu le faire chez le *Zamia*.

De son côté, **Belajeff** (97 *a*, *b*) a décrit dans les cellules spermatiques des Filicinées, et des Équisétacées, une formation identique aux blépharoplastes du *Zamia* et du *Ginkgo*. Cette formation s'étend en une spirale hélicoïde, à la surface de laquelle se développent les cils des anthérozoïdes. D'après ses recherches antérieures, **Belajeff** pense que les cils ont le même mode d'origine dans les anthérozoïdes des Characées. Le même auteur (97 *c*) assimile avec raison la queue des spermatozoïdes des animaux aux cils des spermatozoïdes des végétaux, et le corps colorable auquel s'insinue le filament caudal, c'est-à-dire le segment moyen (Mittelstück), à la bande également chromatique qui porte les cils des anthérozoïdes.

Ikeno (98), dans une note parue tout récemment, s'est occupé également de l'analogie qui existe entre les éléments mâles des animaux et ceux des végétaux. La queue décrite par lui et par **Hirase** dans les anthérozoïdes du *Ginkgo* et du *Cycas*, et qui existe en plus de la bande spiralée de cils vitratiles, n'est pas en relation avec le ruban d'origine centrosomienne; cette queue ne correspond morphologiquement à aucune partie du spermatozoïde des animaux et paraît être une formation spéciale de celui des végétaux. Quant au corps centrosomien ou blépharoplaste de Webber, bien qu'il diffère sur certains points des cen-

trosomes connus jusqu'ici, Ikeno n'hésite pas à le considérer comme un véritable centrosome, assimilable à celui des spermatozoïdes animaux, puisque, de même que ce dernier, il est en rapport avec des organes locomoteurs de même nature. Pour lui, le corps arrondi que Belajeff a observé dans les cellules spermatogènes des Characées, des Filicinées et des Équisétacées est bien aussi un véritable centrosome, qui pendant la spermatogenèse prend un développement considérable et est en rapport avec les cils vibratiles.

L'assimilation, faite par Belajeff et Ikeno, du blépharoplaste avec un centrosome me paraît très justifiée, mais elle soulève une objection et ne peut être acceptée qu'en tenant compte des considérations que je vais exposer.

La grande majorité des biologistes admettent aujourd'hui que, dans l'œuf des Métazoaires, les centrosomes du premier fuseau de segmentation ont pour origine le centrosome du spermatozoïde, introduit dans l'œuf lors de la fécondation[1]. Or, d'après les observations mêmes de Webber (97 *c*), lorsque l'anthérozoïde du *Zamia* pénètre dans l'archégone, il se débarrasse de sa couche protoplasmique avec la bande ciliée, et son noyau se dirige seul vers celui de l'oosphère pour se fusionner avec lui. Le revêtement ciliaire reste dans le protoplasma du sommet apical de l'archégone où on peut le voir encore, après plusieurs bipartitions répétées de l'oosphère, et où il finit par disparaître absorbé probablement par le protoplasma de l'embryon. Le centrosome cilifère de l'anthérozoïde du *Zamia* ne se comporte donc pas comme celui du spermatozoïde des Métazoaires, puisqu'il ne joue aucun rôle dans les phénomènes intimes de la fécondation.

Pour expliquer cette différence deux hypothèses sont possibles.

On peut se demander s'il n'y a pas quelques lacunes dans les très intéressantes et importantes recherches de Webber. Cet auteur, ainsi que je l'ai dit plus haut, a vu dans la cellule génératrice du tube pollinique de *Ginkgo*, de chaque côté du noyau,

1. Voir à ce sujet le mémoire de notre regretté collaborateur R. d'Erlanger. « De la provenance du corpuscule central (centrosome) dans la fécondation. *Arch. d'anat. microscopique*, I, n° 3, 1897. »

deux corps arrondis, colorables, dont l'un plus petit était entouré d'une irradiation et dont l'autre plus volumineux en était dépourvu; il considère le plus petit comme l'analogue du blépharoplaste du *Zamia*; ne serait-ce pas plutôt le corps le plus gros qui représenterait le blépharoplaste, l'autre étant un véritable centrosome? Ne pourrait-on admettre que le centrosome primitif s'est dédoublé en deux parties, dont l'une continuera à fonctionner comme centrosome, présidant plus tard à la formation du fuseau achromatique lors de la division du noyau, tandis que l'autre s'est différenciée pour devenir centre cinétique du futur revêtement ciliaire de l'anthérozoïde? Il est regrettable que **Webber** n'ait pu suivre l'évolution de ces deux parties. Chez le *Zamia*, il n'y a dans la cellule génératrice qu'un seul corps centrosomien; mais celui-ci a une constitution assez complexe. Il se pourrait que sa partie centrale fût un véritable centrosome, un *centriole*, suivant l'expression de **Boveri**, tandis que sa partie périphérique, déroulable en une lame qui deviendra centre cinétique pour les cils, correspondrait au blépharoplaste dépourvu d'irradiation du *Ginkgo*. L'existence du véritable centrosome aurait pu échapper dans ce cas à **Webber**.

La seconde hypothèse, qui suppose exactes et complètes les observations de **Webber**, consiste à admettre que les centrosomes n'ont pas encore acquis chez les végétaux la même importance fonctionnelle que chez les Métazoaires, que ces organes n'ont pas dans les cellules végétales une existence constante, en tant qu'organes morphologiquement différenciés, et présidant à la division cinétique. En présence, en effet, des résultats contradictoires auxquels sont arrivés aujourd'hui les botanistes, relativement à l'existence, à la constitution, et au rôle des centrosomes, il est difficile de se faire une opinion sur cette question.

Quelle que soit de ces deux hypothèses celle qui paraisse la plus acceptable, l'assimilation complète entre le corps centrosomien de l'anthérozoïde des végétaux et le centrosome du spermatozoïde des Métazoaires, n'est pas possible. Il y a seulement entre ces deux formations une analogie fonctionnelle partielle, en ce sens que l'une et l'autre sont des centres cinétiques pour des

organes moteurs externes de la cellule, mais le centrosome du spermatozoïde des Métazoaires est en même temps centre cinétique interne, dirigeant la division du premier noyau de segmentation, tandis que celui des anthérozoïdes des végétaux est dépourvu de cette fonction.

Une semblable dissociation dans la fonction cinétique du centrosome peut, je crois, être admise également dans certaines cellules animales.

On sait, depuis les recherches d'**Engelmann** (80), que dans les cellules à cils vibratiles bien développés, telles que celles des branchies de l'Anodonte, par exemple, il existe à la base de chaque cil un renflement ou bulbe, puis un petit segment intermédiaire en rapport avec une granulation (pièce basilaire), à laquelle fait suite un filament qui s'enfonce dans le protoplasma et qui constitue la racine du cil. Quand on traite ces cellules à cils vibratiles par les méthodes ordinaires qui permettent de colorer et de mettre facilement en évidence les centrosomes, on constate que les granulations basilaires des cils prennent la même coloration que les centrosomes. On voit alors, sur une coupe longitudinale de la cellule, une série de granulations fortement colorées, situées immédiatement au-dessous de la surface libre de la cellule. En rapport avec chaque granulation se trouve un filament externe, libre, le cil vibratile, et un filament interne, situé dans le prolongement du premier qui pénètre dans le corps cellulaire quelquefois très profondément.

Si l'on compare ces cellules à cils vibratiles aux spermatocytes des Lépidoptères on est frappé de l'analogie qui existe entre ces deux sortes d'éléments. Les granulations colorables de la base des cils occupent la même situation que les centrosomes des spermatocytes; comme ces centrosomes, ces granulations sont en rapport avec un filament externe et un filament ou un système de filaments internes. On est donc en droit d'admettre que dans les cellules à cils vibratiles il existe à la périphérie de la cellule un microcentre constitué, comme dans les cellules géantes de la moelle osseuse, par un nombre considérable de centrioles, et que de ce microcentre partent des filaments de kinoplasma dont les uns sont devenus des organes moteurs externes, les

autres, situés dans le corps cellulaire, correspondant à une partie des irradiations, qui, dans une cellule ordinaire entourent le centrosome, et prennent part à la formation de la figure achromatique lors de la division indirecte du noyau.

D'un autre côté on conçoit facilement que les centrosomes périphériques observés par **Zimmermann**, **M. Heidenhain** et **Th. Cohn** dans les cellules épithéliales, et que ces derniers auteurs ont vus au nombre de quatre dans certaines cellules, puissent, en se multipliant, produire les nombreuses granulations basales des cellules à cils vibratiles.

Je n'ai jamais observé la division mitotique de ces cellules vibratiles nettement différenciées et aucun auteur, que je sache, n'a signalé cette division. Il y a lieu de penser, jusqu'à preuve du contraire, que ces cellules, dans lesquelles les centrosomes transformés ont perdu leur fonction normale et sont devenus des centres cinétiques externes, comme dans les anthérozoïdes du *Zamia*, ne peuvent plus se diviser tout au moins par mitose.

Dans certaines régions déterminées des branchies de la Moule on trouve des cellules qui, au lieu de porter sur leur surface libre un revêtement continu de cils, ne possèdent que deux rangées parallèles de gros cils, constituant comme deux membranelles. Dans ces cellules, au-dessous de la surface libre, on voit deux cordons homogènes, se colorant fortement par le rouge Magenta, de la même manière que les centrosomes et les granulations basales des cils, cordons qui occupent la base des membranelles et paraissent être identiques au ruban cilifère de l'anthérozoïde du *Zamia*.

Je crois donc pouvoir conclure en m'appuyant d'une part sur les observations de **Zimmermann**, de **M. Heidenhain** et **Cohn**, sur celles de **Meves** et sur les miennes, et d'autre part sur les observations de **Webber** et de **Belajeff**, que les granulations et les cordons colorables qui sont en rapport avec les cils vibratiles des cellules épithéliales, chez les animaux, sont de véritables centrosomes.

On pourra, il est vrai, objecter à cette manière de voir que les filaments des spermatocytes des Lépidoptères, et ceux des

spermatides de la Salamandre et du Rat, sont dépourvus de mouvement, tandis que les cils vibratiles sont très mobiles, et que ces filaments ne constitueront probablement dans le spermatozoïde que le filament axile, auquel viendront s'ajouter les fibrilles motrices de Ballowitz. Je ferai remarquer : 1° que, même en se basant sur le mode de locomotion des spermatozoïdes des Urodèles, chez lesquels les mouvements de la membrane ondulante déterminent la progression, il n'est pas démontré que le filament axile soit dépourvu de motilité ; 2° que, bien que je n'aie pas observé de mouvements des filaments dans les ampoules testiculaires des Lépidoptères dissociées à l'état frais, ces mouvements peuvent manquer parce qu'il s'agit d'organes embryonnaires, différenciés morphologiquement, mais non encore au point de vue physiologique, ou bien ces mouvements peuvent être très lents et échapper à une observation superficielle. J'ai décrit, en effet, en 1883, un très curieux Infusoire, *Ascobius lentus*, dont les cils du péristome sont ordinairement immobiles, et qui de temps en temps seulement s'abaissent et se relèvent d'une manière lente et irrégulière. Par conséquent rien ne s'oppose à homologuer les filaments des cellules testiculaires à des cils vibratiles.

En résumé, les centrosomes, qui n'avaient été regardés jusqu'à présent par la plupart des biologistes que comme des organes jouant le rôle de centres cinétiques, tenant sous leur dépendance les mouvements qui se manifestent dans le corps même de la cellule pendant sa division, doivent être considérés également comme centres cinétiques pour les mouvements externes de la cellule.

Si l'on admet, avec Strasburger, qu'il existe dans le cytoplasma deux substances différentes, le trophoplasma ou plasma nutritif et le kinoplasma ou plasma moteur, on peut dire que les centrosomes sont les centres moteurs du kinoplasma, aussi bien pour ses manifestations externes que pour ses manifestations internes.

Index bibliographique.

97 *a*. Belajeff, W. — Ueber den Nebenkern in spermatogenen Zellen und die Spermatogenese bei den Farnkräutern. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, XV.

b. Belajeff, W. — Ueber die Spermatogenese bei den Schachtelhalmen. *Ibid.*

c. Belajeff, W. — Ueber die Aehnlichkeit einiger Erscheinungen in der Spermatogenese bei Thieren und Pflanzen. *Ibid.*

80. Engelmann, Th.-W. — Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. *Pfluger's Archiv*, XXIII.

96. Ikeno. — Verläufige Mittheilung über die Spermatozoiden bei *Cycas revoluta*. *Bot. Centralbl.*, LXIX, 30 déc.

98. Ikeno. — Zur Kenntniss des sog. centrosomähnlichen Körpers im Pollenschlauch der Cycadeen. *Flora*, LXXXV, H. 1.

97. Heidenhain, M. und Th. Cohn. — Ueber die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembyros, insbesondere über die Cylenderzellen und ihr Verhältniss zum Spannungsgesetz. *Morph. Arbeiten*, VII.

83. Henneguy, L.-F. — Note sur un nouvel Infusoire cilié (*Ascobius lentus*). *Arch. de zool. exp. et gén.*, 2e série, II.

89. Hermann, F. — Beiträge zur Histologie des Hodens. *Arch. f. mikr. Anat.*, XXIV.

97. Hermann, F. — Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese. *Ibid.*, L.

97. Hirase, S. — Untersuchung über das Verhalten des Pollens von *Ginkgo biloba*. *Bot. Centralbl.*, LXIX, 14 janv.

97. Lenhossék, M. von. — Ueber Spermatogenese bei Säugethieren Verl. Mitteil. Tübingen.

98. Lenhossék, M. von. — Untersuchung über Spermatogenese. *Arch. f. mikr. Anat.*, LI, 2 H.

97 *a*. Meves, Fr. — Ueber Structur und Histogenese der Samenfaden von *Salamandra maculosa*. *Arch. f. mikr. Anat.*, L.

97 *b*. Meves, Fr. — Ueber Centralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. *Anat. Anzeiger*, XIV, n° 1, 1897.

97 *c*. Meves, Fr. — Zur Enstehung der Axenfäden menschlicher Spermatozoen. *Ibid.*, n° 6, 1897.

95. Moore, J.-E.-S. — On the structural Changes in the reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. *Quart. Journ. of microsc. Sc.* XXXVIII.

97. *a*. Webber, H.-I. — Peculiar structures occuring in the Pollen-tube of *Zamia* *Bot. Gazette*, XXIII, n° 6, juin.

97. *b*. Webber, H.-I. — The development of the Antherozoïds of *Zamia*. *Ibid.*, XXIV, n° 1, juin.

97. *c*. Webber, H.-I. — Notes on the fecondation of *Zamia* and the Pollen-tube apparatus of *Ginkgo*. *Ibid.*, XXIV, n° 4, oct.

94. Zimmermann, K.-W. — Demonstrationsbericht. *Verh. d. Anatom. Ges. zu Strassburg*.

DÉVELOPPEMENT

DE LA

CAVITÉ BUCCALE DE L'AMPHIOXUS LANCEOLATUS

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE

DE LA MORPHOLOGIE DE LA TÊTE

Par Robert LEGROS

(*Travail du Laboratoire d'anatomie comparée de la Faculté de Médecine de Liège.*

Planches XXI, XXII et XXIII.

Introduction.

Le fait caractéristique qui domine toute l'histoire du développement de l'Amphioxus est l'asymétrie de sa larve.

Chez elle, les différents organes qui prendront ultérieurement part à l'édification de la bouche et de la cavité branchiale de l'adulte occupent dès leur apparition, par rapport au plan médian, des positions singulières dont aucun essai d'interprétation n'a abouti encore à expliquer d'une façon satisfaisante la raison mécanique.

Cette asymétrie porte, en ce qui concerne la région antérieure du corps :

1° Sur des organes essentiellement et primitivement uniques et médians : le *neuropore*, l'*orifice buccal larvaire*, la *fossette préorale*, tous organes qui sont situés sur la face latérale gauche de la larve, et l'*endostyle* qui siège sur sa face droite;

2° Sur des organes essentiellement pairs et symétriques, tels que les *myotomes*, les *nerfs spinaux* et les *fentes branchiales* qui,

Avril 1898.

primitivement opposés à leur antimère, alternent plus tard d'un côté à l'autre. L'asymétrie des fentes branchiales est plus complexe encore, en ce que pendant tout le cours de la vie larvaire, elles siègent uniquement du côté droit de la larve.

Ce n'est que pendant la période de la métamorphose de la larve que cette asymétrie s'efface progressivement. C'est alors que la bouche définitive, qui présente de tout autres caractères et une tout autre signification que l'orifice d'ingestion de la larve, se forme et gagne peu à peu le plan médian sous l'extrémité antérieure de la corde dorsale.

C'est alors aussi que les fentes branchiales se disposent régulièrement en deux séries parallèles, l'une à gauche et l'autre à droite d'un organe longitudinalement étendu au plancher de la cavité pharyngienne, et qui est l'endostyle.

Chez l'adulte, quelques minimes différences du côté droit au côté gauche révèlent seules encore l'asymétrie initiale des organes buccaux.

Cette période critique, pendant laquelle est remaniée toute l'extrémité antérieure de la larve, rend très laborieuse l'interprétation des faits observés. Les organes buccaux larvaires semblent tout différents des organes buccaux de l'adulte, et le problème apparaît extrêmement complexe à celui qui cherche à dégager de ces aspects successifs la disposition fondamentale susceptible d'être comparée à celle réalisée chez les Craniotes. Les recherches entreprises jusqu'à ce jour par divers auteurs, et en première ligne par **Hatschek**, sur les divers points de ce développement, ont fourni à la critique un grand nombre de matériaux; mais il faut reconnaître que les travaux des auteurs qui, comme **A. Willey** (10), **C. v. Kupffer** (18), et **J. W. v. Wijhe** (11), se sont donné la tâche de classer et d'ordonner ces documents ne semblent avoir réussi qu'à compliquer le problème, sans aboutir à une conclusion satisfaisante.

On sait que chez les Craniotes il intervient dans la formation de la cavité buccale un diverticule de l'ectoderme, le *stomodœum*, qui en constitue la partie antérieure.

Chez les Cyclostomes, **Scott** (12), **Dohrn** (14), **Shipley** (15) et **C. v. Kupffer** (16) ont même démontré les connexions étroites

qui existent entre le *stomodœum* d'une part, les *fosses nasales* et l'*hypophyse* d'autre part. Or, d'après **B. Hatschek**, le seul auteur qui jusqu'à ce jour ait fourni des observations minutieuses sur le développement des organes buccaux larvaires de l'Amphoxus, ces derniers seraient d'origine endodermique.

De là, les difficultés insurmontables qu'ont rencontrées, comme on le verra plus loin, les divers auteurs qui ont tenté d'établir une relation phylogénique entre les organes buccaux de l'Amphioxus et ceux des Craniotes.

Les publications de **Hatschek**, **Willey**, **v. Kupffer** et **van Wijhe** tendraient, en dernière analyse, à nous faire admettre chez l'Amphioxus une disposition absolument spéciale de la cavité buccale, ne rappelant en rien la disposition fondamentale réalisée chez les Vertébrés.

Devant l'insuccès d'aussi sérieux essais d'interprétation, on est légitimement amené à douter de l'exactitude des observations mêmes de **Hatschek** qui en furent la base, et à se demander si de nouvelles recherches ne révéleraient pas quelques faits qui auraient échappé à la sagacité de cet éminent observateur, et seraient capables de servir de fondement à une discussion phylogénique.

C'est à ce problème que j'ai cru intéressant de m'attacher.

Je me propose d'exposer dans ce mémoire l'histoire du développement de la cavité buccale de l'Amphioxus, depuis l'apparition de ses premières ébauches jusqu'à sa constitution chez l'adulte.

C'est là la première partie de l'ensemble de recherches, que je poursuis actuellement au Laboratoire d'anatomie comparée de la Faculté de médecine de Liège, sur les phénomènes qui caractérisent la période de métamorphose chez la larve de l'Amphioxus. J'aurais désiré pouvoir y joindre l'exposé des résultats auxquels je suis parvenu en ce qui concerne le développement de la cavité branchiale de cet animal. Le travail matériel considérable que nécessite cette dernière étude, et la reconstitution des différents stades par la méthode de modelage de **Born** (reconstitution qui est indispensable à la démonstration), m'oblige à différer encore la publication de cette seconde partie de mes recherches.

Avant d'entrer en matière, je tiens à adresser mes plus vifs remerciements à mon cher et savant Maître, M. le Professeur **Ch. Julin**, pour l'hospitalité qu'il m'a donnée dans son Laboratoire, pour la bienveillante sollicitude avec laquelle il a suivi mes recherches, et pour l'obligeance avec laquelle il m'a permis de recourir à sa grande expérience.

Je saisis avec joie cette occasion de lui exprimer ma profonde gratitude pour l'intérêt qu'il m'a si souvent témoigné.

Je dois encore bien des remerciements à **M. O. van der Stricht**, chef des travaux d'anatomie à l'Université de Gand, qui a largement contribué à me fournir les moyens de poursuivre ce travail, en mettant à ma disposition les collections de jeunes Amphioxus de tout âge et de toute taille qu'il a lui-même recueillis et préparés.

PREMIÈRE PARTIE

ORIGINE ET DÉVELOPPEMENT DES ORGANES BUCCAUX LARVAIRES

Les organes buccaux de la larve jusqu'au moment de la métamorphose sont la *fossette préorale* et l'*orifice buccal larvaire*, ainsi que l'ont montré les études de **A. Kowalevsky** (1) et de **B. Hatschek** (4).

Nous serons cependant forcé de parler en même temps dans ce chapitre de différents organes et formations qui présentent avec les organes buccaux larvaires, soit des relations ontogéniques, tels que les cavités cœlomiques de la tête et le prétendu « *nephridium* » de **Hatschek**, soit des rapports topographiques immédiats, comme la *glande en massue*, et qui jouent un rôle important dans les essais d'interprétation phylogénique de nos devanciers. C'est au même titre que nous devrons dire quelques mots d'un organe, la *fossette* dite *olfactive de Kölliker* qui, à la vérité, n'a que des relations éloignées avec les organes buccaux larvaires.

CHAPITRE I

HISTORIQUE

Dans son célèbre mémoire sur le développement de l'Amphioxus, **A. Kowalevsky** (1) nous a fait connaître le premier, en 1867, qu'au moment où l'embryon de l'Amphioxus change de forme, et où son extrémité antérieure s'effile, il apparaît « sur le côté droit » (bien que la figure de l'auteur le montre, à juste titre, à gauche), à peu près au niveau de l'extrémité antérieure en cul-de-sac du tube digestif, une soudure peu étendue entre la paroi de ce dernier et la paroi du corps.

Cette soudure, qui apparaît au début comme une tache d'aspect plus foncé, se perfore en son centre d'un orifice que délimite une lèvre épaissie, et constitue l'*orifice buccal larvaire.*

Un peu en avant de cette ébauche, non loin de l'extrémité antérieure de la corde dorsale, chez un embryon âgé de vingt-quatre heures, il se forme un disque épaissi qui ne tarde pas à se transformer en un organe cilié, que **Kowalevsky** considérait comme un organe des sens.

Tels étaient les seuls renseignements que nous possédions concernant les premières ébauches des organes buccaux de l'Amphioxus, lorsque **B. Hatschek** (4) publia, en 1881, ses belles études sur le développement de cet intéressant animal, et apporta à la connaissance des organes qui nous occupent de nouveaux et importants documents. Il constata que, chez l'embryon pourvu de sept paires de protosomites, il apparaît dans la région antérieure du corps, en avant de la première paire de protosomites, une formation consistant en deux replis dorsaux de l'endoderme. Ces replis apparaissent presque en même temps que se forme la gouttière cordale dans la même région, et, par les rapports qu'ils affectent avec cette dernière, ils rappellent ce qui se passe dans la région du tronc lors de la formation des replis mésodermiques. Ils s'accentuent dans la suite pour constituer à l'extrémité antérieure du tube digestif deux culs-de-sac latéraux de ce dernier, primitivement symétriques.

En même temps, chacun des protosomites de la première

paire pousse un *prolongement céphalique* étroit qui s'insinue dorsalement d'arrière en avant entre le système nerveux central et le cul-de-sac endodermique correspondant.

Les deux diverticules antérieurs du tube digestif qui, au début, sont pairs et symétriques, se transformeraient ultérieurement, d'après **Hatschek**, de manière à présenter une asymétrie remarquable, asymétrie qui débute déjà aux stades à neuf, dix et onze paires de protosomites.

Le diverticule droit se distend, ses cellules s'aplatissent pour délimiter une grande cavité triangulaire à paroi épithéliale très mince qui occupe, sous la corde dorsale, toute l'extrémité antérieure du corps, et que **Hatschek** appelle la *cavité céphalique*.

Le diverticule gauche reste arrondi, plus petit, et sa paroi épaisse est formée par un épithélium cylindrique. Tandis que le diverticule droit prend de plus en plus d'extension en avant, le gauche reste contre l'extrémité postérieure du prolongement céphalique du premier protosomite gauche, un peu en arrière de la dilatation cérébrale du tube médullaire.

Ces deux culs-de-sac endodermiques ne tardent pas à se séparer du tube digestif pour constituer deux saccules clos; à partir de ce moment, le tube digestif ne s'étend plus comme précédemment jusqu'à l'extrémité antérieure du corps.

Le saccule endodermique gauche se séparerait le premier complètement, tandis que la séparation du saccule droit est plus tardive; ce dernier communique encore manifestement par un petit orifice avec l'extrémité antérieure du tube digestif à un moment où l'aplatissement des cellules de ce saccule est déjà très marqué, et où la transformation différente des deux évaginations endodermiques, primitivement identiques et symétriques, est déjà des plus manifestes.

Tous ces phénomènes se sont produits pendant cette période du développement embryonnaire que **Hatschek** appelle « période de la différenciation histologique ».

A cette période succède la « période larvaire », et la transition de l'une à l'autre, le passage de l'embryon à la vie larvaire, est caractérisée par plusieurs modifications importantes :

l'orifice buccal larvaire, la première fente branchiale primaire et l'anus se perforent; on voit apparaître la première ébauche de l'organe glandulaire désigné sous le nom de « glande en massue »; enfin, à ce moment, et même un peu avant la perforation de l'orifice buccal larvaire, le saccule endodermique gauche, dont la paroi interne s'est revêtue de cils vibratiles, s'ouvre à l'extérieur par un petit orifice sur la face latérale gauche du corps.

Telle est, d'après **Hatschek**, l'origine de cet organe dont **Kowalevsky** ignorait le mode de formation, et qu'il avait signalé comme un organe sensoriel, auquel **Willey** a dans la suite donné le nom de *fossette préorale*.

« Actuellement, dit **Hatschek**, les différences entre les deux saccules droit et gauche sont devenues si considérables que, si on ne connaissait pas leur mode de développement on ne pourrait soupçonner que ces deux organes ont par leur origine la même valeur morphologique. »

Le saccule gauche est alors situé transversalement sous la corde dorsale, de manière que son extrémité aveugle atteint le côté droit du corps.

Il commence en même temps, même avant la perforation de son orifice externe, à se diviser en deux parties : une plus étendue et vibratile qui siège à gauche et se met en communication avec l'extérieur par l'orifice externe, l'autre plus petite, située à droite et constituant l'extrémité aveugle de l'organe.

La perforation de l'orifice externe de l'organe vibratile se produit, avons-nous dit, pendant la période postembryonnaire du développement, un peu avant la perforation de l'orifice buccal larvaire. Avant de poursuivre la description que donne **Hatschek** de son évolution ultérieure chez la larve, rappelons donc la façon dont se fait d'après cet auteur la mise en communication du tube digestif avec l'extérieur.

Pendant le passage de l'embryon à la vie larvaire, l'extrémité antérieure aveugle du tube digestif se renfle en massue dans la région des protosomites de la première paire, et ce renflement correspond aux points où vont se former l'orifice buccal et la première fente branchiale primaire.

La perforation de l'orifice buccal larvaire est préparée par un épaississement discoïdal de l'ectoderme, qui, partout ailleurs formé de cellules plus aplaties, consiste dans cette zone en cellules cylindriques. L'épaississement de l'ectoderme siège sur la face latérale gauche du corps, dans la région du premier protosomite, vers le milieu de la hauteur de la paroi latérale du tube digestif.

L'ectoderme à ce niveau arrive au contact immédiat de l'endoderme, le mésoderme en cet endroit ne s'étendant pas aussi ventralement; une soudure se produit entre les deux épithéliums accolés et l'orifice buccal larvaire apparaît.

Cet orifice est d'abord très petit, et siège au centre de la zone discoïdale épaissie; dans le cours des jours suivants, il s'agrandit lentement, et cet agrandissement se fait vers l'arrière, de telle sorte que le point de perforation primitif continue à répondre à l'extrémité antérieure de l'orifice buccal agrandi.

La perforation de l'orifice externe de l'organe vibratile s'effectue bientôt après celle de l'orifice buccal. Cette perforation, d'abord très peu étendue et située à gauche au niveau de la corde dorsale, s'agrandit plus tard beaucoup.

Déjà avant sa mise en communication avec l'extérieur, **Hatschek** avait signalé la subdivision du saccule endodermique gauche en deux parties : 1° un sac cilié à paroi mince qui débouche à l'extérieur par l'orifice externe de l'organe, sur la face latérale gauche de la tête, en avant de l'orifice buccal larvaire, et 2° une partie plus petite, à paroi plus épaisse, en continuité avec la première, située à la droite de cette dernière et représentant l'extrémité aveugle du saccule endodermique.

Dans un travail ultérieur (1884) **Hatschek** (5) démontra que la première de ces deux parties, à laquelle il réserve le nom d'*organe vibratile*, et dont la paroi est formée par un épithélium vibratile à cellules surbaissées se transforme en une cupule ciliée, tandis que le fond du saccule endodermique, dont la paroi consiste en cellules cylindriques beaucoup plus hautes, pourvues chacune d'un fouet vibratile, constitue selon toutes les probabilités un organe des sens, auquel il attribue une fonction

olfactive ou gustative. C'est à cette formation que **v. Wijhe** (11) a proposé de donner le nom de *fossette sensorielle de Hatschek*.

Comme l'a démontré **Hatschek**, ce dernier organe persiste chez l'adulte sans changer essentiellement de forme et il constitue une fossette ciliée, assez étendue, bien distincte, siégeant à la voûte de la cavité buccale, à droite du plan médian, et à l'extrémité antérieure du *Räderorgan* des auteurs. Quant au « Räderorgan », il s'est formé aux dépens de la cupule ciliée dont nous venons de parler.

Afin de faire comprendre la portée des diverses interprétations qui ont été données de l'ensemble des organes buccaux larvaires de l'Amphioxus, il convient, comme nous l'avons dit au début de ce chapitre, de rappeler encore les faits connus au sujet de quelques organes qui sont en relations plus ou moins étroites avec les organes buccaux larvaires. Nous voulons parler de la *fossette* dite *olfactive de Kölliker*, du prétendu *nephridium* de Hatschek, et de la *glande en massue*.

I. *Fossette de Kölliker*. — On sait que chez l'adulte il existe à l'extrémité antérieure du myélencéphale, sur sa face dorsale, un peu à gauche du plan médian, une dépression ciliée de l'épiderme, à laquelle on donne le nom de *fossette de Kölliker*, et qui est considérée comme un organe olfactif.

Hatschek (5) a établi que la fossette de Kölliker est en rapport immédiat chez le jeune animal avec le neuropore, qui persiste pendant un certain temps avant de se fermer, de telle sorte que, par l'intermédiaire du neuropore et de la fossette de Kölliker, la cavité du myélencéphale communique avec l'extérieur.

II. *Nephridium*. — Dans le même travail, **Hatschek** mentionne la découverte d'un organe qui, selon lui, par sa structure et son mode de développement, correspondrait au type *nephridium*.

Il se développerait chez la larve sous la forme d'un entonnoir et d'un canal ciliés, mésodermiques, siégeant à gauche du plan médian, en avant de l'orifice buccal, dans la région du premier métamère.

Cet organe s'accroît plus tard par son extrémité postérieure,

et chez l'adulte il s'étend sous la forme d'un tube étroit sur le côté gauche du corps à la voûte de la cavité buccale, le long du bord inférieur de la corde dorsale, depuis le voisinage de la commissure antérieure de la bouche jusque immédiatement en arrière du velum, où il semble s'ouvrir dans le pharynx à la voûte de ce dernier. L'auteur cependant n'avait pu en constater avec certitude le débouché pharyngien.

Le « nephridium » est placé dans un prolongement étroit du cœlome, sous la carotide gauche, laquelle est un prolongement de l'aorte.

La réalité du débouché pharyngien du « nephridium » de **Hatschek** a été établie par **R. Lankester** et **A. Willey** (8). Ces auteurs désignent l'organe sous le nom de *tube subcordal* parce qu'à leur avis il n'existe aucune raison spéciale pour le considérer comme un véritable nephridium.

III. *Glande en massue.* — Les premières observations faites sur le développement de la glande en massue remontent aux *Weitere Studien* de **A. Kowalevsky** (2).

D'après lui (*loc. cit.*, p. 188), chez une larve pourvue déjà de nombreux métamères (la fig. 7 Pl. XV de son travail en montre 9 à 10), « la première protovertèbre est devenue un sac épithélial à paroi mince, c'est-à-dire une glande, tandis que les autres, dans lesquelles on ne peut plus distinguer de cavité, montrent seulement une simple plaque musculaire. La première protovertèbre est donc devenue là glande connue depuis très longtemps, décrite par **M. Schulze**, **Leuckart** et **Pagenstecher**, et aussi par moi chez les larves d'Amphioxus. »

C'est à **Hatschek**, qui releva cette singulière erreur, que nous devons toutes les données que nous possédons sur le développement de la glande en massue.

D'après lui, cet organe naît d'un plissement transversal du plancher du tube digestif, dans la région du premier métamère.

« On peut déjà, dit-il, chez des embryons pourvus de 9 à 10 paires de protosomites, distinguer dans cette région une très légère gouttière transversale de la paroi du tube digestif.

« Partant de la paroi latérale droite de ce dernier, où elle est

particulièrement marquée, cette gouttière se dirige transversalement et s'étend jusque sur sa paroi latérale gauche.

« Aux stades suivants, cette gouttière s'approfondit, et son aspect rappelle bientôt celui qu'offre la glande complètement développée, sauf qu'elle est encore ouverte dans toute son étendue du côté du tube digestif.

« Sa partie la plus volumineuse occupe le côté droit du corps, où elle descend un peu obliquement en bas et en avant sur toute la hauteur de la paroi intestinale.

« De là, devenue beaucoup moins accusée, elle remonte sur la face latérale gauche du pharynx jusqu'au milieu de sa hauteur.

« A la fin de la période embryonnaire se produit la fermeture de la gouttière, qui se sépare alors du tube digestif. »

Cet organe constitue une glande en massue (kolbenförmige Drüse), appliquée contre la face latérale droite du pharynx; elle se prolonge en un canal excréteur étroit qui contourne ventralement le tube digestif pour remonter jusque vers le milieu de la hauteur de ce dernier sur le côté gauche, où il s'ouvre plus tard à l'extérieur. Lorsque l'orifice buccal larvaire s'est perforé, cet orifice externe de la glande siège sur sa lèvre inférieure.

« Cet organe tubuleux, dit **Hatschek**, courant transversalement sur le tube digestif, et divisé en une portion glandulaire et un conduit excréteur, ne se forme donc pas, comme c'est généralement le cas pour les glandes, en s'allongeant à partir de son point d'origine, mais plutôt par étranglement dans toute sa longueur. »

Reprenant plus tard l'histoire du développement de cet organe, **R. Lankester** et **A. Willey** (8) ont confirmé l'observation de **Hatschek** en ce qui concerne l'orifice externe de l'organe, et montré en outre que chez la larve pourvue de trois fentes branchiales primaires, la séparation entre la cavité pharyngienne et la cavité de la glande est complète dans toute l'étendue de cette dernière. Chez la larve pourvue de douze fentes branchiales primaires, la communication se rétablit au niveau de l'extrémité postéro-supérieure de la portion glandulaire de l'organe en massue, qui acquiert ainsi secondairement un débouché interne dans le pharynx.

Dès lors donc la glande en massue communique avec la cavité pharyngienne par l'orifice interne situé à l'extrémité supéro-postérieure de sa portion glandulaire, en même temps que son conduit excréteur s'ouvrirait par l'orifice externe à la surface du corps, au niveau de la lèvre inférieure de l'orifice buccal larvaire.

La glande en massue, ainsi que l'a montré **A. Willey** (9), s'atrophie ultérieurement, au moment de la métamorphose, sans laisser de traces, et c'est son orifice interne qui disparaît en dernier lieu.

Tels sont les faits décrits par les auteurs, concernant le développement des divers organes qui nous intéressent ici.

La valeur morphologique de ces organes ou de leurs ébauches a été l'objet, de la part des nombreux auteurs dont elle a fixé l'attention, des interprétations les plus diverses, et ces divergences d'opinions témoignent assez combien leurs homologies étaient malaisées à établir en se basant sur les faits décrits.

Une rapide revue de ces différentes interprétations ne sera pas sans intérêt.

A. Dohrn (13) (1882), à la suite de ses études sur la formation de la bouche et de l'hypophyse chez les Téléostéens, arriva à cette conclusion que la bouche de ces Poissons représente une paire de fentes branchiales, et que l'hypophyse a la valeur morphologique d'une autre paire de fentes branchiales située en avant de la bouche et qui ne s'ouvre plus à l'extérieur. Il chercha ensuite à établir l'homologie des deux saccules endodermiques de l'embryon d'Amphoxius d'une part, avec l'hypophyse des Vertébrés, et d'autre part, avec la fossette vibratile des Ascidiens.

B. Hatschek (5) (1884) considère l'organe sensoriel de la cavité buccale (fossette de Hatschek) de l'Amphioxus et le « nephridium » comme les homologues respectifs du tubercule dorsal (organe olfactif) et de la glande hypophysaire des Tuniciers. Il établit cette homologie en se fondant non sur des con-

sidérations d'ordre embryologique, mais sur la structure et la situation comparative de ces organes.

Il s'appuie surtout sur ce fait que, s'il est vrai que chez les espèces de Tuniciers étudiées par **Ussow** (20) et **Ch. Julin** (21), le tubercule dorsal et la glande hypophysaire sont anatomiquement unis et peuvent être considérés comme formant un seul et même organe, **Herdmann** (22) a fait connaître des formes chez lesquelles ces organes sont au contraire séparés l'un de l'autre et paraissent hétérogènes.

En ce qui concerne les homologies de ces deux organes de l'Amphioxus avec l'hypophyse des Craniotes, elles lui paraissent moins certaines. En effet, la comparaison des deux organes (organe vibratile + fossette de Hatschek) de l'Amphioxus avec la poche de Rathke des Craniotes rencontre une sérieuse difficulté dans ce fait capital que chez l'Amphioxus ces organes sont endodermiques.

« Mais, ajoute l'auteur, le saccule gauche de l'Amphioxus s'ouvre chez la larve à la surface de l'ectoderme; il conviendrait donc de rechercher si le diverticule hypophysaire des Craniotes n'est pas primitivement, comme l'admettait **W. Müller**, un organe endodermique, dont l'union avec l'ectoderme (généralement avec l'invagination buccale) chez les Craniotes inférieurs, tels que Cyclostomes, Sélaciens et Amphibiens, ne serait que secondaire. »

E. van Beneden et **Ch. Julin**, en 1886, dans leur mémoire sur la Morphologie des Tuniciers (23), établissent un rapprochement entre la glande en massue de l'Amphioxus et l'intestin des Ascidiens, en se basant sur le mode de développement comparatif de ces organes.

Pour **A. Willey** (9) (1891), la glande en massue serait l'antimère de la première fente branchiale primaire de la larve; ces deux organes représenteraient une paire ancestrale de fentes branchiales, qui s'atrophieraient dans le cours du développement.

Willey admet en outre l'opinion de **E. van Beneden** et **Ch. Julin** concernant l'homologie de la glande en massue de l'Amphioxus avec l'intestin des Ascidiens.

Il établit une comparaison entre la larve de l'Ascidien et celle de l'Amphioxus, d'où il conclut que les saccules antérieurs du tube digestif de l'Amphioxus correspondraient actuellement aux canaux branchiaux (endodermiques) de l'embryon des Tuniciers.

B. Hatschek (6) revint sur ses conclusions précédentes dans une notice sur la métamérie de l'Amphioxus et de l'Ammocète qu'il publia en 1892. Nous y relevons les points suivants qui nous intéressent particulièrement ici :

1° Tandis que dans son mémoire de 1881 **Hatschek** considérait le prolongement rostral de chaque protosomite de la première paire comme se formant aux dépens des matériaux du protosomite lui-même, par une progression d'arrière en avant dans l'étendue du rostre, dans sa notice de 1892 il prétend que ce prolongement rostral se détache par étranglement de l'endoderme primaire et constitue une néoformation qui doit être considérée comme représentant le plus antérieur des protosomites devenu rudimentaire et incomplètement séparé du second. — Chez la larve, le myotome du prolongement rostral fournit jusqu'à l'extrémité du rostre des fibrilles musculaires, qui, chez l'adulte, sont devenues rudimentaires et ne sont plus représentées que par quelques vestiges en rapport avec le bord antérieur du deuxième myotome (1er myotome définitif).

2° L'auteur, rappelant les relations qui existent entre le neuropore et la fossette de Kölliker, observations confirmées par les recherches de **v. Kupffer** (17) sur l'*Acipenser*, tente d'établir une homologie entre la fossette de Kölliker d'une part et l'hypophyse plus l'organe olfactif des Craniotes d'autre part.

3° Il considère comme représentant une première paire de fentes branchiales les saccules endodermiques antérieurs droit et gauche de l'embryon d'Amphioxus, tandis qu'il dénie la valeur d'une fente branchiale à l'orifice buccal larvaire.

Van Wijhe (11) (1893) se fonde sur l'innervation des muscles de la cavité buccale et du velum de l'Amphioxus, pour conclure que ces organes, tant chez l'adulte que chez la larve, appartiennent au côté gauche, et ne sont par conséquent pas entièrement homologues à la bouche symétrique des Tuniciers et des Craniotes.

L'antimère de l'orifice buccal larvaire est la glande en massue, et ces deux organes doivent être considérés comme représentant la paire la plus antérieure des fentes branchiales. De plus, la bouche larvaire et la glande en massue de l'Amphioxus seraient les homologues de la paire unique de canaux branchiaux des Tuniciers.

L'orifice externe de la fossette préorale représenterait l'orifice d'ingestion primitif, l'*autostome*, et correspondrait à l'orifice buccal des Ascidiens. Ce dernier ne serait donc nullement l'homologue de l'orifice buccal larvaire de l'Amphioxus (*tremostome* = bouche de la fente branchiale) qui trouverait, lui, son homologue dans l'évent gauche des Sélaciens et le canal branchial gauche des Appendiculaires et des larves de Tuniciers. Pour compléter cette manière de voir, **van Wijhe** considère le « nephridium » de Hatschek, sans d'ailleurs se préoccuper de son mode de formation, comme le reste de la communication primitive entre le tube digestif et l'autostome.

Le *saccule endodermique droit*, que **van Wijhe** appelle *saccule préoral*, correspondrait au premier somite céphalique des Sélaciens aux dépens duquel se développent les muscles moteurs de l'œil innervés par le nerf *oculo-moteur commun*.

La *fossette sensorielle de Hatschek* correspondrait à la fossette vibratile (tubercule antérieur ou hypophysaire) des Tuniciers, et cette dernière, avec la glande hypophysaire des Tuniciers, ne serait nullement l'homologue de l'hypophyse des Craniotes.

Quant au *Räderorgan* de l'Amphioxus, il serait l'homologue du bord frangé et souvent si compliqué de la fossette vibratile des Tuniciers.

Enfin, la *première fente branchiale primaire* de la larve de l'Amphioxus serait l'homologue de l'anus des Appendiculaires.

Milnes Marshall (24), dans son traité d'embryologie comparée (1893), constate que l'on ne connaît guère chez les Vertébrés supérieurs les homologues des saccules antérieurs du tube digestif de l'Amphioxus.

Il regarde comme probable qu'on doive les considérer comme des parties du cœlome, bien que leur développement s'écarte à maint point de vue de celui du restant du cœlome.

Sur leur origine, sur leur asymétrie et sur le fait que le diverticule gauche s'ouvre secondairement à l'extérieur, **M. Marshall** établit un rapprochement entre ces diverticules et le diverticule antérieur de Balanoglossus, et les compare d'autre part aux évaginations entérocéliennes des Échinodermes.

Dans sa belle étude sur le développement de la tête chez les Chordés (1893), **C. v. Kupffer** (18), après avoir exposé toutes les données que nous possédons sur le mode de développement des organes buccaux des Tuniciers, en conclut à l'origine endodermique de la fossette vibratile et de la glande neurale des Urochordés, et commence en conséquence par poser en fait que l'homologie, généralement admise depuis les travaux de **Ch. Julin** (21) entre l'hypophyse des Craniotes et la glande hypophysaire des Tuniciers est insoutenable. Cherchant alors quels pourraient être parmi les organes de l'Amphioxus les homologues, d'une part de la glande neurale (hypophysaire) des Tuniciers, et d'autre part de l'hypophyse des Craniotes, il arrive aux conclusions suivantes :

I. En ce qui concerne les rapprochements à établir entre l'Amphioxus et les Tuniciers :

La fossette vibratile ou tubercule antérieur (endodermique) de ces derniers n'est pas l'homologue de la fossette de Kölliker (ectodermique) de l'Amphioxus; mais on pourrait avec beaucoup de vraisemblance homologuer au tubercule antérieur des Tuniciers l'orifice pharyngien du nephridium de l'Amphioxus.

II. En ce qui concerne les rapprochements à établir entre l'Amphioxus et les Craniotes, l'auteur, tout en faisant remarquer que l'homologue de l'hypophyse de ces derniers est difficile à découvrir chez l'Amphioxus, s'arrête aux conclusions suivantes :

1° La fossette de Kölliker est comparable à la plaque ectodermique qui chez l'*Acipenser* siège à l'extrémité antérieure de la paroi dorsale du cerveau, à la place occupée précédemment par le neuropore, et que **v. Kupffer** appelle *plaque olfactive médiane.*

2° Les deux saccules endodermiques antérieurs du tube digestif de l'Amphioxus sont comparables aux cavités céphaliques préorales de l'Ammocète et de l'*Acipenser*, et l'auteur,

d'accord avec **Hatschek**, y voit une paire de poches branchiales rudimentaires.

3° Chez l'Amphioxus, le diverticule endodermique gauche s'ouvre secondairement à l'extérieur. De même, chez l'*Acipenser* la poche endodermique antérieure est, chez l'embryon, en communication avec l'extérieur par l'intermédiaire de l'invagination hypophysaire (poche de Rathke) ; cette disposition, transitoire chez l'*Acipenser*, correspond probablement à celle qui persiste dans le canal nasopharyngien des Myxinoïdes (**G. Price**) (27). L'orifice externe du saccule endodermique gauche, **v. Kupffer** le considère alors comme l'homologue de l'hypophyse des Vertébrés.

4° La poche de Rathke des Craniotes et l'orifice externe du saccule endodermique gauche de l'Amphioxus représenteraient une bouche ancestrale, un *palæostome*.

C'est l'homologue de ce *palæostome* qui fonctionne encore chez l'Ascidie, dont l'orifice buccal ne serait donc en rien comparable à l'orifice buccal actuel de l'Amphioxus et du Vertébré ; ce dernier orifice serait une formation nouvelle, ventrale par rapport au palæostome.

A. Willey (10), en 1894, admet l'interprétation de **v. Kupffer** en ce qui concerne les diverticules antérieurs du tube digestif de l'Amphioxus ; il les considère donc comme homologues des cavités céphaliques préorales des Craniotes.

Pour lui, la transformation du saccule endodermique gauche en fossette préorale doit être considérée comme un phénomène secondaire ou cœnogénique, tandis que la formation de l'orifice externe de cette fossette n'est probablement pas secondaire, attendu qu'un orifice semblable, le *pore du proboscis*, existe chez le Balanoglossus.

Il regarde d'autre part la fossette de Kölliker comme l'homologue de l'hypophyse des Craniotes, et comme l'homologue également de l'hypophyse des Ascidiens, qui, d'après ses observations, serait ectodermique.

Il considère le *stomodœum* des Craniotes, c'est-à-dire l'invagination ectodermique qui, après s'être appliquée contre le cul-de-sac digestif (membrane pharyngienne), se met en commu-

nication avec ce dernier par l'intermédiaire de l'orifice pharyngien, comme l'homologue du vestibule qui, lors de la formation de la bouche définitive de l'Amphioxus, est délimité par le *capuchon buccal* et s'étend depuis la fossette préorale jusqu'à l'orifice buccal larvaire.

De même que chez l'Ammocète la première paire de fentes branchiales de la larve ne s'ouvre pas à l'extérieur, mais s'atrophie, de même aussi, chez l'Amphioxus, la première paire de fentes branchiales (glande en massue et première fente branchiale primaire) s'atrophie.

En ce qui concerne la valeur morphologique du « nephridium » de Hatschek, **Willey** n'en donne aucune interprétation.

Pour rendre plus clair l'exposé que nous venons de faire, résumons les diverses interprétations émises sur la valeur morphologique de chacun de ces organes.

I. *Prolongement rostral*. — Pour **Hatschek** (6) le *prolongement rostral* de chacun des myotomes de la première paire représenterait *un premier myotome larvaire* devenu rudimentaire.

II. *Saccules endodermiquees antérieurs*. — 1° Pour **Dohrn** (13), ils représenteraient *une paire de fentes branchiales prébuccales devenues rudimentaires*. Cette paire de fentes branchiales serait l'homologue de l'hypophyse des Téléostéens, et de la fossette vibratile des Ascidiens.

2° Pour **Hatschek** (6) et pour **v. Kupffer** (18) ces saccules seraient également une paire de fentes branchiales rudimentaires, que **v. Kupffer** considère comme homologues des cavités céphaliques préorales de l'Ammocète et de l'*Acipenser*.

3° **A. Willey** (10) établit le même rapprochement entre les saccules endodermiques et les cavités céphaliques préorales des Craniotes d'une part, les canaux branchiaux des Tuniciers d'autre part.

4° Enfin pour **M. Marshall** (24), les saccules endodermiques de l'Amphioxus ne trouveraient guère d'homologue chez les Craniotes; mais ils correspondraient probablement au diverticule antérieur de *Balanoglossus*.

III. En ce qui concerne spécialement le *saccule endodermique*

droit, qui devient la *cavité céphalique*, il trouverait d'après **van Wijhe** son homologue dans le premier somite céphalique des Sélaciens.

IV. L'*orifice externe de la fossette préorale*, laquelle dérive du saccule endodermique gauche, est :

1° D'après **van Wijhe** (11), un orifice buccal ancestral, qu'il appelle *autostome*, et qui constitue à l'état permanent l'orifice buccal des Tuniciers.

2° **Von Kupffer** (18) a soutenu une manière de voir analogue et fait de cet orifice un *palæostome*, représenté chez les Tuniciers par l'orifice buccal, et chez les Craniotes par la poche de Rathke.

3° Une opinion semblable a été défendue par **Beard** (19), en 1888.

4° **M. Marshall** et **A. Willey** (10) considèrent cet orifice comme homologue du pore du proboscis de *Balanoglossus*.

V. La *fossette sensorielle de Hatschek* de l'Amphioxus serait, d'après **Hatschek** (5) et **van Wijhe** (11), l'homologue du tubercule antérieur dorsal ou hypophysaire des Tuniciers.

VI. *Nephridium de Hatschek*. — 1° D'après **Hatschek** (5), il serait l'homologue de la glande hypophysaire des Tuniciers.

2° **Van Wijhe** le tient pour un simple diverticule du pharynx, représentant le dernier vestige de la communication primitive entre ce dernier et l'autostome.

3° L'*orifice pharyngien du nephridium* serait pour **v. Kupffer** (18) l'homologue du tubercule antérieur des Tuniciers.

4° Enfin **Hatschek** (5) considère comme probable que la fossette sensorielle et le « nephridium » constituent dans leur ensemble l'homologue de l'hypophyse des Craniotes.

VII. Le *Räderorgan*, qui procède aussi d'une partie de la fossette préorale, correspondrait, d'après **van Wijhe**, au bord frangé du tubercule antérieur des Tuniciers.

VIII. *Orifice buccal larvaire*. — 1° D'après **Hatschek** (6), il ne serait nullement l'homologue d'une fente branchiale.

2° Pour **van Wijhe** (11) il constituerait un nouvel orifice buccal (*trémostome*) acquis dans le cours de l'évolution phylogénique. Il serait l'homologue de l'évent gauche des Sélaciens, et représenterait chez l'Amphioxus une première fente branchiale lar-

vaire gauche dont l'homologue chez l'Appendiculaire et les larves de Tuniciers serait le canal branchial gauche.

3° Pour **Willey** (10), il est l'homologue de l'orifice pharyngien qui chez les Craniotes fait communiquer le stomodœum avec le pharynx, le *stomodœum* pour **Willey** trouvant son homologue chez l'Amphioxus dans le vestibule buccal qui, au moment de la métamorphose de la larve, unit la fossette préorale à l'orifice buccal larvaire.

IX. *Fossette de Kölliker.* — 1° **Hatschek** (6) la considère comme l'homologue à la fois de l'hypophyse et de l'organe olfactif des Craniotes.

2° **Willey** (10) la tient pour l'homologue de l'hypophyse des Craniotes et de l'hypophyse des Ascidiens.

3° Pour v. **Kupffer** (18), la fossette de Kölliker ne serait nullement l'homologue du tubercule antérieur des Tuniciers, mais correspondrait à la *plaque olfactive médiane* de l'embryon d'*Acipenser*.

X. *Glande en massue.* — 1° Pour **E. van Beneden** et **Ch. Julin** (23), elle est l'homologue de l'intestin des Ascidiens.

2° **Willey** (9,10), tout en adoptant cette manière de voir, considère en même temps cet organe comme une première fente branchiale droite.

3° **Van Wijhe** (11) en fait aussi la première fente branchiale larvaire droite, dont l'homologue se trouverait chez les larves des Tuniciers dans le canal branchial droit.

XI. La *première fente branchiale primaire* de la larve d'Amphioxus s'atrophierait d'après **Willey** (9). **Van Wijhe** lui donne pour homologue l'anus de l'Appendiculaire.

CHAPITRE II

OBSERVATIONS PERSONNELLES

§ 1.

Origine et formation de la fossette préorale et de l'orifice buccal larvaires.

Nous avons vu que pour **Hatschek** la cavité céphalique et la fossette préorale larvaire sont toutes deux d'origine endoder-

mique, et procèdent respectivement d'un diverticule droit et d'un diverticule gauche de l'extrémité antérieure du tube digestif qui se séparent plus tard de ce dernier.

Le saccule droit reste clos, tandis que le gauche se met en communication avec l'extérieur et constitue la fossette préorale.

Or, comme nous le verrons, cette fossette préorale joue un rôle essentiel dans la constitution de la cavité buccale de l'adulte; son origine et sa signification ont donc une importance considérable au point de vue de la morphologie de la cavité buccale de l'Amphioxus.

Depuis la publication du travail de **Hatschek**, ce fait que la fossette préorale est d'origine endodermique, admis sans conteste, domine toutes les investigations de ceux qui ont étudié la tête de l'Amphioxus au point de vue de la phylogenèse des Chordés. **A. Willey** (10) n'exprime aucun doute à ce sujet; **van Wijhe** (11) tient les conclusions de **Hatschek** pour inattaquables; **v. Kupffer** (18), tout en risquant l'hypothèse d'un rapport possible de la vésicule céphalique gauche avec l'ectoderme, raisonne comme si son origine endodermique était hors de doute. Mais aucun de ces derniers auteurs n'a fait à ce sujet d'observations personnelles.

Malgré l'autorité du savant professeur de Prague et l'assentiment général qu'ont rencontré ses conclusions, je ne puis y souscrire, mes observations m'ayant amené à comprendre d'une façon toute différente l'évolution des diverticules antérieurs du tube digestif et de la fossette préorale. Je crois qu'un examen minutieux du travail de l'auteur permet de s'expliquer parfaitement la cause de son erreur d'interprétation.

Qu'il me soit donc permis, avant d'exposer mes propres observations, de m'étendre avec quelques détails sur les faits invoqués par **Hatschek** à l'appui de sa thèse, faits que nous avons déjà relatés dans l'exposé historique de la question. Ses conclusions reposent sur l'examen de larves arrivées à divers stades de leur développement et examinées surtout par transparence. L'auteur s'appuie cependant aussi sur l'examen des coupes transversales de quelques stades.

Chez la larve pourvue de sept à huit paires de protosomites,

l'auteur figure et décrit le tube digestif se prolongeant en avant dans deux diverticules latéraux occupant respectivement à droite et à gauche de l'ébauche de la corde dorsale, la position qu'occupent par rapport à celle-ci dans l'étendue du tronc les diverticules mésodermiques. (Voir figures d'ensemble 48, 50, 53, et coupes traversales, figures 105, 106 de son mémoire.)

Chez la larve pourvue de neuf à dix paires de protosomites, les deux saccules, encore en communication avec le tube digestif, commenceraient à devenir asymétriques; le droit s'agrandit, ses cellules s'aplatissent et prennent l'aspect d'un épithélium aplati; il s'étend progressivement en avant. Le saccule gauche serait un peu reporté en arrière.

(Voir les coupes transversales figures 113, 114, — 121, 122 de son mémoire, qui donnent exactement le même aspect qu'au stade à sept paires de protosomites.)

Aux stades suivants, pendant que s'accroît l'extrémité antérieure de la tête pour former le rostre, « *le saccule gauche se sépare entièrement de l'intestin* ». Le saccule droit, qui s'est encore agrandi, continue à communiquer avec l'intestin par un petit orifice; cet orifice est encore visible à un moment où la transformation des cellules de ce saccule en épithélium plat est déjà très avancée, et où la différence d'aspect des deux diverticules endodermiques primitivement pairs et semblables est tout à fait nette.

A la fin de cette période, d'après l'auteur, la divergence dans l'évolution des deux vésicules s'est tellement accusée que, sans la connaissance de leur développement, on pourrait à peine soupçonner leur identité d'origine.

A cette période du processus se rattachent, dans les planches de **Hatschek**, les images d'ensemble de larves à douze paires (fig. 54, 55, 56, 57) et à quatorze paires de protosomites (fig. 60), ainsi que les coupes (fig. 129, 130, 131, 132) intéressant la région chez une larve pourvue de quatorze paires de protosomites.

Or, examinons attentivement la valeur des conclusions de l'auteur, et basons-nous pour cela sur ses figures mêmes.

A. — La vue d'ensemble d'une larve pourvue de sept paires

de protosomites nous montre l'extrémité antérieure du tube digestif dilatée, formant une large expansion transversalement étendue, et que nous pouvons considérer comme médiane, car si **Hatschek** y voit *deux fentes*, l'une droite et l'autre gauche, c'est simplement à cause de l'aspect qu'offre sa coupe transversale.

B. — La vue d'ensemble d'une larve pourvue de quatorze paires de protosomites montre deux diverticules parfaitement distincts; l'un, droit, encore en communication par un étroit orifice avec le tube digestif, correspond d'après **Hatschek** à la moitié droite de l'expansion endodermique primitive; l'autre, gauche, plus petit, correspond pour **Hatschek** à la moitié gauche de l'expansion primitive, mais a perdu plus tôt que le droit ses connexions avec l'endoderme.

Quand et comment s'est faite cette séparation du saccule gauche? Aucune figure de l'auteur ne nous renseigne à ce sujet. Il affirme simplement que « le saccule gauche se sépare » ; mais ce nous semble être là moins le résultat d'une observation directe, qu'une pure interprétation, une vue de l'esprit établissant une corrélation entre les deux stades par lui observés.

Le problème tout entier se résume donc ainsi :

Le diverticule unique de la larve à sept paires de protosomites donne-t-il naissance à la fois aux deux saccules, droit et gauche, de la larve à quatorze paires de protosomites, ou bien devient-il tout entier le saccule droit, c'est-à-dire la future cavité céphalique, auquel cas la vésicule gauche serait une autre formation?

L'examen de stades intermédiaires entre ceux observés et figurés par **Hatschek** peut seul trancher la question, et nous dire si nous devons, ainsi qu'il le fait, considérer ces deux stades comme deux états successifs d'un processus unique, ou si entre les deux ne se place pas l'apparition d'une formation nouvelle, d'où naîtrait le saccule gauche.

C'est là le sujet de nos premières observations.

Les figures I^1 à I^5, Pl. XXI, représentent les cinq coupes transversales successives pratiquées d'avant en arrière dans la région des diverticules endodermiques antérieurs de **Hatschek**, chez

un embryon dont la longueur totale était de 0,43 millimètre, et qui correspond très sensiblement à la larve figurée par **Hatschek** Pl. IV, figures 50, 53 de son mémoire.

Le diverticule antérieur du tube digestif (*cr*) qui, comme nous le verrons plus loin, devient la *cavité du rostre*, est coupé transversalement sur les coupes représentées figures I^1 et I^2.

La coupe suivante (I^3) intéresse la communication entre le diverticule céphalique et le tube digestif; leur continuité est encore manifeste.

Enfin les coupes figurées en I^4 et I^5 intéressent le tube digestif lui-même (*td.*).

Sur la face latérale gauche se voit un épaississement de l'ectoderme (*pea*). Cet épaississement, qui apparaît déjà nettement sur la figure I^2, atteint son maximum sur les coupes suivantes (fig. I^3, I^4), où il forme un petit bouton ectodermique saillant vers la profondeur. Il s'atténue et s'efface plus en arrière.

Donc, à ce stade, avec un diverticule unique et médian du tube digestif coexiste, sur la face latérale gauche de la tête, un épaississement ectodermique dont le point le plus épais correspond exactement à la limite entre le tube digestif et son diverticule céphalique.

Cet épaississement de l'ectoderme prend un développement plus considérable chez l'embryon qui nous a fourni les figures II^1 et II^2. Cet embryon, dont la longueur totale n'était que de 0,38 millimètre, se trouve au demeurant sensiblement au même stade que le précédent.

La figure II^1 représente la cinquième coupe transversale de l'animal, passant par le neuropore (*n*) et la cavité du rostre (*cr*). Elle montre l'extrémité antérieure de l'épaississement ectodermique de la face latérale gauche (*vea*).

La coupe suivante (fig. II^2) passe au niveau de l'extrémité postérieure du neuropore; elle intéresse le point de communication de la cavité du rostre avec l'extrémité antérieure du tube digestif (*td*); elle montre le bouton ectodermique fortement saillant vers la profondeur sous le premier protosomite gauche (*p'*), jusqu'au bord inférieur gauche de la corde dorsale; ce bouton se présente ici comme une masse cellulaire pleine dans laquelle ne se révèle encore aucune trace de cavité.

Sur la coupe suivante, qui n'a pas été figurée, l'épaississement ectodermique a presque complètement disparu ; les cellules de l'ectoderme à ce niveau se montrent simplement un peu plus élevées, et la coupe ne diffère en rien de celle représentée figure I^4, à laquelle elle correspond exactement.

Le simple épaississement du stade précédent est donc maintenant devenu une masse cellulaire pleine, qui proémine fortement vers la profondeur.

Au stade suivant (fig. III^1 à III^4, Pl. XXI), c'est-à-dire chez un embryon dont la longueur totale n'était que de 0,37 millimètre quoiqu'il fût un peu plus avancé dans son développement que les précédents, le diverticule céphalique est toujours médian (fig. III^1) ; il est encore en continuité avec la paroi du tube digestif, mais l'orifice de communication entre les deux formations a disparu (fig. III^2).

Le bouton cellulaire ectodermique (*pea*), par son extrémité antérieure (fig. III^1), correspond toujours au niveau du neuropore, comme au stade précédent. Ses cellules se disposent déjà autour d'une ligne centrale qui apparaît plus sombre sur la coupe, et qui représente la future cavité (fig. III^3 et III^4).

Ce bouton s'est en même temps un peu développé dans le sens antéro-postérieur.

Chez un embryon un peu plus avancé et dont la longueur totale était de 0,46 millimètre (fig. IV^1 à IV^7, Pl. XXI), la paroi du diverticule céphalique (*cr*) s'est fortement aplatie et amincie. Le diverticule s'est en même temps développé d'arrière en avant, ce qui est en rapport avec la formation à ce stade du premier rudiment du rostre : dès ce moment on peut appeler la cavité du diverticule *cavité du rostre* (*cr*), car nous verrons que cette cavité siège plus tard presque exclusivement dans la portion ventrale de la nageoire du rostre.

Sa paroi postérieure coiffe (fig. IV^2), du côté droit, l'extrémité antérieure du tube digestif, du côté gauche, l'extrémité antérieure du bouton ectodermique. Ce dernier n'atteint plus à ce niveau par son extrémité antérieure le plan transversal passant par le neuropore, la fermeture du canal médullaire ayant progressé d'arrière en avant. L'épaississement ectoder-

mique présente maintenant manifestement une étroite lumière qui en arrière atteint la surface de l'ectoderme (fig. IV^5). Le bouton plein est donc devenu en réalité une vésicule, dont la cavité, pour ainsi dire encore virtuelle, débouche à peine à l'extérieur.

En arrière et en dessous de cette vésicule, l'épaississement ectodermique se prolonge encore sur deux à trois coupes dont une seule est représentée (fig. IV^7).

Nous avons donc vu jusqu'ici, coexistant avec le diverticule unique du tube digestif, une plaque ectodermique épaissie siégeant à la face gauche de la tête, dont la partie antérieure donne naissance à un bouton cellulaire plein qui se creuse secondairement d'une cavité, celle-ci se mettant ensuite en communication avec l'extérieur.

Un progrès marquant se trouve réalisé par l'ensemble des organes buccaux larvaires au stade figuré Pl. XXII, figures V, V^1 à V^9.

Cet embryon, dont la longueur atteignait 0,55 millimètre, se trouvait à un stade de développement intermédiaire entre celui des embryons à treize et à quatorze paires de protosomites figurés par **Hatschek** dans les figures 54 à 60 de sa planche V.

Sous la corde dorsale, dans toute l'étendue du rostre, s'étend la cavité du rostre (*cr*) délimitée par un épithélium pavimenteux simple. Cette cavité s'étend en arrière jusqu'à la limite antérieure du tube digestif.

En avant et au-dessus de ce dernier se voit la « vésicule gauche » de **Hatschek**, la *vésicule préorale* devenue la *fossette préorale larvaire*, reconnaissable par transparence à sa teinte sombre dans laquelle tranche en clair sa cavité (Pl. XXII. fig. V *fp*).

Cette fossette se continue en bas et en arrière avec l'épaississement ectodormique de la face latérale gauche (*pep*) que nous avons vu débuter au stade précédent.

L'ensemble de l'épaississement ectodermique affecte la forme d'une plaque ovalaire à grand axe oblique en bas et en arrière; elle apparaît sur une vue d'ensemble (fig. V) comme une bande plus colorée dont le bord postéro-supérieur est très nettement marqué. Cette plaque comprend : 1° une portion antéro-supé-

rieure, située en avant du tube digestif, et qui, déjà déprimée, constitue la *fossette préorale larvaire* (*fp*), et 2° une portion postéro-inférieure (*pep*) que nous appellerons *plaque ectodermique postérieure*, appliquée contre la face latérale gauche du tube digestif.

La série des coupes transversales de ce stade (fig. V^1 à V^7) nous montre les détails de cette disposition. La cavité du rostre (*cr*) médiane dans sa partie antérieure, est un peu déviée vers la droite dans sa partie postérieure (fig. V^3), en raison de la saillie que fait vers la profondeur la fossette préorale larvaire (*fp*).

La cavité de cette dernière (fig. V^3, *fp*) est maintenant très nette; elle débouche manifestement à l'extérieur, quoique par un orifice encore très réduit.

Sa paroi se continue en bas et en arrière avec la plaque ectodermique postérieure (*pep*) dont la limite postérieure (fig. V^7, *obl.*) est soudée avec l'endoderme du tube digestif. Cette soudure indique le point où se perforera l'*orifice buccal larvaire* (à comparer avec les fig. VI^7, VI^8 et VI^9 *obl*).

Les coupes successives, figurées Pl. XXII, fig. VI^1 à VII^{15}, appartiennent à une larve chez laquelle l'orifice buccal et la première fente branchiale primaire sont perforés, c'est-à-dire à une larve qui se trouve à la fin de la « période embryonnaire » et va entrer dans la « période larvaire » de son développement (**Hatschek, Willey**). Elle possédait une longueur totale de 1 millimètre.

La fossette préorale (*fp*), largement en communication avec l'extérieur (fig. VI^2), s'est encore approfondie, de telle sorte que son fond atteint l'ectoderme de la face latérale droite de la tête. Cette fossette, interposée entre la cavité du rostre (*cr*) d'une part, et d'autre part la corde dorsale (*c*) et les *prolongements céphaliques* (**Hatschek**) du premier protosomite (fig. VI^1 à VI^3, p^1, p^1), est appliquée en arrière et en bas contre la paroi antérieure du cul-de-sac antérieur du tube digestif (fig. VI^4 *td*) qu'elle croise transversalement.

La paroi de la fossette se continue en arrière avec le reste de la plaque ectodermique, qui s'étend elle-même jusqu'à l'orifice buccal larvaire (fig. VI^7 à VI^9 *obl*) dont elle forme les lèvres.

Comme on le voit, à ce stade la *plaque ectodermique gauche primitive*, qui constitue dans son ensemble l'ébauche de tous les organes buccaux, comprend :

1° Une partie antérieure qui s'est creusée, et est devenue la *fossette préorale larvaire* (*fp*).

2° Une partie moyenne, que nous appellerons *plaque intermédiaire* (*pei*, fig. VI^4 à VI^6), interposée entre la fossette préorale et l'orifice buccal larvaire (*obl*).

3° Enfin une partie postérieure, constituant le *pourtour de ce dernier orifice.*

Il est indispensable que nous établissions dès maintenant cette subdivision, qui nous permettra de décrire plus aisément le développement ultérieur de la cavité buccale.

La *plaque intermédiaire* porte à ce stade une touffe de longs cils vibratiles bien connue des auteurs (fig. VII^1 et VII^2). Ces cils n'étaient pas visibles sur la larve représentée figure VI. Ils se maintiennent encore pendant un certain temps du développement larvaire (Pl. XXIII, fig. VIII^2 et IX^6).

En ce qui concerne le mode de formation de l'orifice buccal larvaire, nous ne pouvons que confirmer les données fournies par **Hatschek** et avant lui par **Kowalevsky**.

Il apparaît d'abord, comme nous l'avons vu, dans la région du premier protosomite, sur la face latérale gauche de la tête, une soudure entre l'endoderme et la plaque ectodermique postérieure (Pl. XXII, fig. V^7, *obl*), puis la perforation se produit, et l'orifice buccal se présente à ce moment comme un petit orifice circulaire mettant en communication le tube digestif avec l'extérieur (Pl. XXII, fig. VI^7 à VI^9, *obl*).

L'accroissement ultérieur de cet orifice se fait d'abord lentement, puis la bouche s'étend considérablement, surtout suivant le grand axe de la larve, de manière à prendre l'aspect d'un vaste orifice ovalaire à grand diamètre antéro-postérieur.

Cet orifice d'ingestion de la larve est délimité par deux lèvres, dont l'une supérieure, et l'autre inférieure ; le long de leur bord libre, l'endoderme se continue avec l'ectoderme.

L'orifice buccal larvaire ne se formant pas à l'extrémité anté-

rieure du tube digestif, mais un peu en arrière et sur sa face latérale gauche, il en résulte qu'en avant de cet orifice, le tube digestif constitue un cul-de-sac antérieur (*cul-de-sac préoral du pharynx*) (Pl. XXII, fig. V^4 à V^6, fig. VI^4 à VI^6 *td*). Ce cul-de-sac, qui persiste dans la suite du développement, répond par sa paroi latérale gauche à la plaque ectodermique intermédiaire. Endoderme et ectoderme sont séparés à ce niveau par la portion ventrale du premier protosomite, c'est-à-dire par la splanchnopleure et la somatopleure futures, avec la cavité cœlomique (splanchnocèle futur) qui sépare ces minces feuillets épithéliaux (Pl. XXII, fig. VI^4 à VI^6, *spl*).

§ 2.

Glande en massue. — Structure et développement.

A. *Structure.* — Chez la larve bien développée, cet organe tubuleux s'étend obliquement, de haut en bas et d'arrière en avant, le long de la paroi latérale droite du tube digestif, appliqué d'une part contre cette paroi et recouvert d'autre part par la splanchnopleure.

Son extrémité postéro-supérieure plus volumineuse s'ouvre dans le pharynx, ainsi que l'ont, pour la première fois, mis en évidence **R. Lankester** et **A. Willey** (8).

Son extrémité antéro-inférieure s'amincit progressivement à mesure qu'elle s'approche du bord inférieur de l'intestin, et **Hatschek**, qui ne vit point son orifice pharyngien, décrivit à la glande un débouché externe mettant son extrémité antéro-inférieure en communication avec l'extérieur.

Nous avons dit dans notre exposé historique que, d'après **Hatschek**, la glande en massue présenterait deux portions : l'une supérieure glandulaire est renflée, à paroi formée de cellules prismatiques d'aspect granuleux ; l'autre, antéro-inférieure, s'amincit et s'effile à son extrémité en un mince canal excréteur à paroi formée par un épithélium aplati. Ce canal excréteur contournerait ventralement de droite à gauche la face inférieure du pharynx, remonterait jusqu'à mi-hauteur de sa face latérale gauche dans l'épaisseur de la lèvre inférieure de

l'orifice buccal larvaire, et s'ouvrirait à l'extérieur au niveau de cette lèvre.

Cet orifice externe, **Hatschek** ne le représente nulle part ; la figure 146 de son mémoire, que nous devons supposer représenter le canal excréteur de la glande, ne porte aucune mention à cet égard. **R. Lankester** et **A. Willey** (8) admettent pleinement l'existence de cet orifice externe, qui fournit même à **Willey** (9) l'idée de l'homologie de la glande en massue avec une fente branchiale modifiée. Mais la figure qu'en donnent ces auteurs (*loc. cit.*, Pl. XXX, fig. 2), seule image que nous connaissions où cet orifice ait été représenté vu sur une coupe transversale, est loin d'être probante à notre avis.

Les nombreuses larves à tout état de développement que nous avons examinées dans le but de retrouver cet orifice ne nous ont jamais rien révélé qui ressemblât au vaste débouché infundibuliforme figuré par ces auteurs, et que nous serions volontiers tenté de considérer comme un accident de préparation.

L'extrémité antéro-inférieure de la glande nous a toujours paru se terminer en cul-de-sac à la limite ventrale de la paroi droite du tube digestif, un peu en avant de l'orifice externe de la première fente branchiale primaire, où elle est reçue dans une gouttière de la paroi du pharynx (Pl. XXIII, fig. X^4 et X^5, et T. II de ces Archives, Pl. I, fig. XI^8 et XI^9, *gm*).

A ce niveau, le mésoderme lui forme (Pl. I, fig. XI^7) une calotte assez épaisse, puis se continue dans l'épaisseur de la lèvre inférieure de l'orifice buccal larvaire, doublant l'endoderme d'une part, l'ectoderme d'autre part (comparer Pl. XXIII, fig. X^4 à X^7, et Pl. I, fig. XI^7 à XI^{11}). Dans toute cette étendue, le mésoderme s'épaissit ultérieurement pour donner naissance aux pièces squelettiques de l'anneau buccal.

Dans la figure donnée par **Lankester** et **Willey**, ne serions-nous pas en présence d'une coupe altérée, où une déchirure de la lèvre mettrait artificiellement en continuité le mésoderme avec l'épithélium externe? Il est vrai que ces auteurs figurent le « canal excréteur de la glande » tapissé par le cœlome; mais pour qui a vu l'épaisseur du revêtement mésodermique à ce

niveau, il est difficile d'admettre que les quelques rares noyaux de cellules endothéliales figurés par **Lankester** et **Willey** correspondent à une image réelle.

Nous nous figurons très facilement, au contraire, que la fente cœlomique comprise dans l'épaisseur de la lèvre entre les deux feuillets mésodermiques épaissis en ait imposé à ces observateurs pour le canal excréteur de la glande sur une coupe transversale.

Quoi qu'il en soit, nous avons examiné sur des coupes en séries un très grand nombre de larves à tous les stades du développement de la glande en massue, depuis sa première apparition jusqu'à son atrophie, qui s'effectue comme l'a montré **Willey** (9) aux approches de la métamorphose. Jamais nous n'avons pu constater l'existence du prétendu canal excréteur de la glande ni, par conséquent, de son débouché à l'extérieur.

Toujours nous avons vu l'extrémité antéro-inférieure de l'organe en massue se terminer en cul-de-sac à la limite ventrale de la paroi latérale droite du pharynx, où elle est coiffée par une calotte épaissie que lui forme la splanchnopleure.

B. *Développement.* — Nos observations relatives aux premières phases du développement de l'organe en massue ne concordent pas entièrement avec celles de **Hatschek**. Nous avons dit plus haut que pour lui l'organe se forme comme une gouttière transversale de la paroi latérale droite du tube digestif; plus tard cette gouttière s'approfondit, puis se sépare complètement du tube digestif au début de la vie larvaire.

Nous n'avons vu avec certitude se montrer les premiers rudiments de la glande en massue que chez un embryon pourvu de treize à quatorze paires de somites (Pl. XXII, fig. V^7 et V^8 *gm*). La face latérale droite du tube digestif, un peu en arrière de l'extrémité antérieure de ce dernier, est fortement épaissie, et ses cellules sont disposées en plusieurs assises.

Au stade suivant (Pl. XXII, fig. VI^7 à VI^{11} *gm*), chez une larve de 1 millimètre pourvue de son orifice buccal et de la première fente branchiale primaire, on constate que l'organe consiste en une vésicule allongée le long de la face latérale droite du tube digestif et dont l'axe est oblique en haut et en arrière.

Son extrémité antéro-inférieure atteint le plan médian du corps (fig. VI⁷) et son extrémité postéro-supérieure est encore unie à la paroi du tube digestif (fig. VI⁹); mais la cavité de la vésicule, quoique bien marquée, ne communique pas encore avec la cavité du tube digestif. Elle semble, si on la compare au stade précédent, s'être creusée au sein même de l'épaississement de la paroi droite du tube digestif, et nous sommes porté à croire que la glande en massue ne se forme pas, ainsi que l'admet **Hatschek**, comme une gouttière transversale de la paroi du tube digestif, gouttière qui se séparerait plus tard de ce dernier. Nous croyons qu'elle naît comme une masse endodermique pleine qui se creuse ensuite d'une cavité et s'ouvre secondairement dans le tube digestif.

Mais à quel moment se fait cette ouverture? Infiniment plus tôt que le pensent **R. Lankester** et **Willey**, car déjà nous pouvons voir l'orifice pharyngien de la glande chez les larves pourvues d'une fente branchiale primaire, telle que celle figurée Planche XXII, fig. VII³.

Chez la larve représentée par nos figures VI¹ à VI¹⁵, l'orifice interne de l'organe n'est qu'à peine indiqué par l'agencement des cellules (fig. VI⁹), tandis que chez la larve, sensiblement au même stade, qui nous a fourni les figures VII¹ à VII³, la glande en massue s'ouvre dans le pharynx par un vaste orifice (fig. VII³).

Que la glande en massue apparaisse à son début comme une gouttière ou comme une masse endodermique pleine qui se creuse secondairement d'une cavité, le fait n'a en réalité pas grande importance et nous ne faisons que le signaler en passant.

Quant aux autres points de l'anatomie et du développement de l'organe, nous ne pouvons les envisager actuellement qu'à un point de vue tout objectif.

Ce n'est pas le lieu d'insister ici sur l'importance que peuvent avoir au point de vue de la morphologie de l'organe en massue l'existence ou la non-existence de son orifice externe, et l'apparition secondaire et tardive, ou primitive et précoce de son orifice interne.

Dans un prochain travail, nous aurons, en traitant du développement de la cavité branchiale de l'Amphioxus, à exposer nos idées au sujet de la signification de l'organe en massue, et nous rappellerons et discuterons alors les opinions contradictoires des différents auteurs au sujet de cet organe énigmatique, opinions que nous avons déjà mentionnées précédemment dans notre exposé historique.

§ 3.

Évolution ultérieure de la fossette préorale. — Formation de la fossette sensorielle de Hatschek et du nephridium de Hatschek.

Au dernier stade dont nous nous sommes occupé (Pl. XXII, fig. VI² à VI⁴, et Pl. XXIII, fig. VIII¹ à VIII³), la fossette préorale larvaire constituait un simple cul-de-sac s'enfonçant transversalement sous la corde dorsale, en avant et au-dessus du cul-de-sac préoral du pharynx. Cette fossette ne tarde pas à subir des modifications importantes. Chez une larve dont les trois premières fentes branchiales primaires sont perforées, et dont la longueur totale mesure environ 1,5 millimètre (Pl. XXIII, fig. IX¹ à IX⁷), la fossette préorale larvaire se trouve dilatée dans le sens vertical, en même temps qu'un peu plus développée dans le sens antéro-postérieur; elle s'ouvre sur la face latérale gauche de la tête par un large orifice.

En même temps que ses dimensions s'accroissaient, sa conformation a subi des modifications importantes. En effet, tandis que précédemment elle était unique et indivise, elle est maintenant partagée en deux parties par un léger repli (fig. IX³).

L'une des deux parties, que nous appellerons la *portion stomodœale de la fossette préorale* (*stp*), est beaucoup plus étendue, et ventrale par rapport à l'autre.

La seconde partie, dorsale, est elle-même formée de deux diverticules dont l'un, plus large, est dirigé en avant et à droite, tandis que l'autre, plus grêle, se dirige en arrière et à gauche.

Le premier diverticule constitue l'ébauche de la *fossette sensorielle de Hatschek* (Pl. XXIII, fig. IX² à IX⁵ *fH*); le second est l'ébauche du *nephridium* de **Hatschek** (fig. IX⁴ à IX⁷ *nh*).

La fossette préorale larvaire a donc donné naissance à trois organes, dont deux (*fossette sensorielle de Hatschek* et « nephridium ») *occupent sa voûte, et le troisième* (*portion stomodœale*) *son plancher.*

Les cavités respectives de ces trois organes communiquent l'une avec l'autre, pour déboucher en commun à l'extérieur par l'orifice externe primitif de la fossette préorale; cependant la cavité étroite du « nephridium » débouche d'une façon plus immédiate dans la cavité de la fossette sensorielle de Hatschek dont elle n'est réellement qu'un cul-de-sac dirigé en arrière et à gauche.

La paroi de la fossette de Hatschek se continue d'une part sous la corde dorsale avec celle du « nephridium », et d'autre part, ventralement, avec la paroi de la portion stomodœale. Cette dernière se continue en bas et en arrière avec la *plaque ectodermique intermédiaire* (Pl. XXIII, fig. IX^4 à IX^6, *pei*).

La *portion stomodœale de la fossette préorale* s'étendra plus tard de plus en plus, et fournira une partie du revêtement épithélial de la cavité buccale définitive; elle donne naissance à l'organe en roue (« Räderorgan » des auteurs) de l'adulte.

Nous avons parlé dans notre introduction de la *fossette sensorielle de Hatschek* en rappelant les recherches de l'observateur qui l'a découverte et dont elle porte le nom. Elle siège chez l'adulte à la voûte de la cavité buccale à droite du plan médian, et est généralement considérée comme un organe des sens, quoique **van Wijhe** (11) n'ait pas réussi à y déceler de terminaisons nerveuses.

Nous avons également rappelé plus haut les faits connus au sujet du « nephridium » de **Hatschek**.

Cet auteur le décrivit comme un étroit canal mésodermique étendu longitudinalement sous l'aorte gauche et entouré par une mince cavité cœlomique. Il croyait, sans oser cependant l'affirmer, que ce canal débouchait par son extrémité postérieure dans le pharynx. La réalité de ce débouché pharyngien a été depuis pleinement confirmée par **R. Lankester** et **Willey**.

Quant à son origine (*mésodermique*, d'après **Hatschek**), elle est jusqu'à présent restée inconnue.

Sa signification morphologique n'était pas mieux établie, et nous avons exposé déjà les hypothèses que cet organe a suggérées aux différents auteurs. Nous démontrerons que ce prétendu « nephridium » est l'homologue de l'*hypophyse* des Craniotes.

Occupons-nous pour le moment de son évolution.

La figure IX⁷ de la Planche XXIII nous montre l'extrémité postérieure aveugle du « nephridium » simplement accolée contre la paroi du pharynx au-dessous du premier somite gauche, un peu au-dessus de la commissure antérieure de l'orifice buccal.

Les figures X^6 et X^7, Pl. XXIII, qui appartiennent à une larve pourvue de six fentes branchiales primaires, nous montrent que le nephridium par son extrémité postérieure s'est secondairement ouvert (*onh*) dans le cul-de-sac préoral du pharynx, au niveau de la commissure buccale antérieure de la larve.

L'orifice primitif, antérieur et externe, que nous montrent encore les figures X^3 et X^4, Pl. XXIII, s'étrangle dans la suite du développement (Pl. I du t. II, fig. XI^4 et XI^5). Il finit par disparaître et par n'être plus indiqué que par une soudure intime de l'extrémité antérieure de l'organe, devenue aveugle, avec l'ectoderme de la fossette préorale (Pl. I du t. II, fig. XII^1). Cette soudure, dernière trace du lieu de formation de l'organe, persiste jusque chez l'adulte à la voûte de la cavité buccale à gauche du plan médian.

Le débouché secondairement acquis dans le pharynx persiste au contraire, et on le retrouve à l'extrémité antérieure du cul-de-sac pharyngien jusque chez l'adulte. Chez l'adulte, le « nephridium » s'ouvre, comme l'avait soupçonné **Hatschek**, dans le tube digestif, derrière les insertions supérieures du velum. (Voir notamment Pl. II du t. II, fig. XV^5 *onh*.)

En résumé, le prétendu *nephridium* de **Hatschek** est donc une formation ectodermique, naissant comme un diverticule gauche et postérieur de la portion dorsale de la fossette préorale larvaire.

Par l'intermédiaire de la fossette de Hatschek il débouche primitivement à l'extérieur.

Il s'accroît d'avant en arrière, et va secondairement se mettre

en rapport avec le cul-de-sac antérieur du pharynx, dans lequel il acquiert un débouché, en même temps que l'extrémité antérieure de l'organe se sépare de son point d'origine.

§ 4.

Cavités cœlomiques de la tête.

Il nous paraît convenable, avant d'aborder l'étude de la formation de la cavité buccale définitive et du velum, de résumer les dispositions qu'affectent les cavités cœlomiques dans l'étendue du rostre et du premier somite, pendant les phases du développement que nous avons étudiées jusqu'ici.

A. *Cavité du rostre.* — Nous avons vu dans le cours de la période embryonnaire se détacher de l'extrémité antérieure du tube digestif un diverticule unique et médian qui devient la cavité du rostre. Ce diverticule ou saccule endodermique correspond sans conteste au saccule endodermique droit de **Hatschek**.

Ce que cet auteur a appelé le saccule endodermique gauche n'est que l'ébauche *ectodermique* de la fossette préorale. La cavité du rostre ne semble latérale droite dans sa partie postérieure qu'à partir du stade (fig. V^2 et V^3, Pl. XXII), où l'ébauche précédemment pleine de la fossette préorale larvaire commence à se creuser.

Quand le rostre se forme, la cavité du rostre s'étend progressivement vers l'avant, sous la corde dorsale jusqu'à l'extrémité antérieure de la tête. Elle constitue alors une cavité conique, à sommet antérieur, dont la base postérieure, déprimée, se moule sur la paroi antérieure du cul-de-sac pharyngien, sous la fossette préorale larvaire. Cette dernière à ce moment s'est subdivisée (Pl. XXIII, fig. IX^1 à IX^5).

La cavité du rostre passe alors sous la portion stomodœale de la fossette préorale et va se terminer un peu en arrière, contre l'extrémité antérieure du cul-de-sac du pharynx. Il en résulte que la majeure partie de cette cavité siège uniquement dans le rostre, et c'est, comme nous l'avons dit déjà, ce qui nous a déterminé à lui donner le nom de *cavité du rostre*.

A partir de ce moment, l'évolution de la cavité du rostre est

terminée; elle conserve ces mêmes rapports, mais se réduit de plus en plus, de façon à ne plus constituer chez l'adulte qu'un système de fentes délimitées par un épithélium très aplati, logées dans l'épaisseur d'une masse de tissu conjonctif qui occupe la portion ventrale de la nageoire du rostre.

B. — D'après nos observations, les deux cavités cœlomiques qui siègent dans toute l'étendue du rostre sur les côtés de la corde dorsale constituent bien réellement des prolongements du scléro-myocèle du premier somite, et leurs parois (prolongement céphalique du premier protosomite) sont en continuité pendant toute la vie avec celles du premier somite.

Nous ne pouvons admettre avec **Hatschek** que ces prolongements céphaliques constituent une formation spéciale qui représenterait un premier protosomite devenu rudimentaire. Le premier protosomite larvaire avec son prolongement céphalique représentent bien en fait un seul protosomite, le plus antérieur, allongé d'arrière en avant par suite de la formation du rostre.

C. — La cavité du premier protosomite gauche se subdivise en scléro-myocèle et splanchnocèle, avant que cette subdivision se soit établie pour le premier protosomite droit (comparer, Pl. XXIII, les fig. IX aux fig. X). Lorsque cette séparation de la portion splanchnocélienne de la cavité du premier protosomite gauche s'est effectuée (Pl. XXIII, fig. IX), on constate l'apparition d'une bande musculaire (fig. IX^6 et IX^7 *mv*), qui contourne en avant et un peu latéralement la commissure antérieure de l'orifice buccal larvaire : c'est l'ébauche du *muscle du velum.*

Ce muscle affecte, jusqu'au moment de la métamorphose de la larve, la forme d'un arc à concavité postérieure, embrassant la commissure buccale antérieure de la larve. Les branches de cet arc, logées dans l'épaisseur des deux lèvres supérieure et inférieure de l'orifice buccal larvaire, ne s'y étendent que jusqu'à une petite distance de la commissure.

Dans sa partie antérieure, en avant de l'orifice buccal, la bande musculaire est en rapport par sa face externe avec le « nephridium », qui débouche dans le pharynx au bord postérieur du muscle.

Résumé.

Nous pouvons résumer l'ensemble de nos résultats concernant l'origine et le développement des organes buccaux larvaires de l'Amphioxus de la manière suivante :

1° L'extrémité antérieure du tube digestif de l'embryon s'étrangle, d'où résulte la formation d'un diverticule endodermique antérieur unique et médian. Ce diverticule se sépare ensuite du tube digestif, ce qui fait que ce dernier n'atteint plus l'extrémité antérieure de la larve. Ce diverticule devient la *cavité du rostre.*

2° L'ensemble des organes buccaux larvaires apparaît dans sa première ébauche sous la forme d'un *épaississement ectodermique* siégeant sur la face latérale gauche de la larve. Son extrémité antérieure renflée et pleine correspond exactement à la limite entre le tube digestif et l'ébauche de la cavité du rostre. Cette *plaque ectodermique primitive* se développe d'avant en arrière, et en même temps de haut en bas.

3° L'extrémité supéro-antérieure de cette plaque donne naissance à l'ébauche de la *fossette préorale larvaire*, c'est-à-dire à un bouton cellulaire plein, saillant vers la profondeur, au sein duquel se creuse une cavité qui s'ouvre ensuite à l'extérieur.

A son extrémité postérieure, la plaque ectodermique, après s'être soudée avec la paroi gauche du tube digestif, se perfore d'un petit orifice, l'*orifice buccal larvaire.* La portion de la plaque ectodermique comprise entre la fossette préorale et l'orifice buccal larvaire constitue la *plaque ectodermique intermédiaire*, qui pendant une certaine période du développement porte à sa surface une touffe de longs cils vibratiles.

4° La fossette préorale larvaire s'approfondit de gauche à droite, en même temps que son orifice s'agrandit. Elle se subdivise bientôt en deux parties, l'une dorsale et l'autre ventrale.

5° La partie ventrale constitue la *portion stomodœale de la fossette préorale*; sa paroi se continue en bas et en arrière avec la plaque ectodermique intermédiaire, et constitue l'ébauche du *Räderorgan.*

6° La portion dorsale de la fossette préorale se subdivise elle-même en un diverticule droit et antérieur qui est la première

ébauche de la *fossette sensorielle de Hatschek*, et en un étroit diverticule gauche et postérieur qui est la première ébauche du soi-disant *nephridium* de **Hatschek**.

Ce dernier communique donc, à ce moment du développement, exclusivement avec la cavité de la fossette de Hatschek, laquelle communique à son tour avec la cavité de la portion stomodœale de la fossette préorale.

7° Secondairement, l'extrémité postérieure aveugle du soi-disant *nephridium* se soude à la paroi antérieure du cul-de-sac préoral pharyngien. Il en résulte qu'à ce stade du développement le soi-disant nephridium, d'origine ectodermique, s'ouvre par son extrémité antérieure dans la cavité de la fossette de Hatschek, en même temps qu'un orifice de formation secondaire fait communiquer son extrémité postérieure avec la cavité pharyngienne.

Plus tard encore, son débouché primitif dans la fossette de Hatschek s'étrangle et disparaît : le nephridium dans toute la suite du développement et chez l'adulte ne communique plus qu'avec la cavité du pharynx, au voisinage immédiat de la commissure antérieure de l'orifice buccal larvaire.

8° L'*orifice buccal larvaire*, comme l'a montré **Hatschek**, s'accroît progressivement vers l'arrière pendant toute la période larvaire du développement, et acquiert une forme ovalaire à grand axe antéro-postérieur.

Il siège sur la face latérale gauche de la tête, et est délimité par deux lèvres, l'une supérieure et l'autre inférieure.

9° Pendant que le « nephridium » se développe, il s'est formé, probablement aux dépens de la somatopleure, et en tout cas aux dépens de la paroi du splanchnocèle, en avant de la commissure buccale larvaire, ainsi que dans l'épaisseur des lèvres supérieure èt inférieure de l'orifice, un faisceau musculaire qui représente l'ébauche du futur *muscle du velum*.

Ce muscle affecte pendant toute la période larvaire du développement la forme d'un fer à cheval, dont la concavité dirigée en arrière embrasse la commissure antérieure de l'orifice buccal. Les branches de cet arc musculaire s'étendent peu en arrière de cette commissure.

10° La *glande en massue* apparaît à la fin de la période embryonnaire du développement, vers le moment où se fait la soudure de l'endoderme et de l'ectoderme préalable à la perforation de l'orifice buccal, sous la forme d'un épaississement de la paroi latérale droite et du plancher du tube digestif.

Cette masse endodermique primitivement pleine se creuse secondairement d'une cavité qui communique bientôt par un orifice avec la cavité du tube digestif.

Cet orifice est situé à l'extrémité postérieure et supérieure de l'organe.

A aucun stade du développement nous n'avons pu constater l'existence du canal excréteur de la glande en massue mentionné par **Hatschek** et admis par **Lankester** et **Willey**, canal qui, au dire de ces auteurs, prolongerait l'extrémité antéro-inférieure de la glande, et irait s'ouvrir par un orifice externe sous le bord libre de la lèvre inférieure de la bouche larvaire.

11° Contrairement à l'opinion défendue par **Hatschek** dans son dernier travail (6), et conformément à sa première manière de voir (4), le prolongement céphalique des somites de la première paire ne constitue pas une formation spéciale représentant une paire de protosomites devenus rudimentaires; ces prolongements ne sont en fait que la partie antérieure des protosomites de la première paire qui s'étendent d'arrière en avant en se rétrécissant, au fur et à mesure que le rostre se développe.

La deuxième partie de ce mémoire paraîtra dans le 1er fascicule du t. II avec les planches I et II.

Index bibliographique.

1. A. KOWALEVSKY. — Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus Lanceolatus*. *Mém. Acad. imp. des Sc. de St.-Pétersbourg*, VIIe série, t. XI, n° 4, 1867.
2. — Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus*. *Archiv f. micr. Anat.*, Bd XIII, Bonn, 1877.
3. T.-H. HUXLEY. — Preliminary note upon the Brain and Skull of *A. L. Proceedings of the R. Soc. of London*, t. XXIII, 1875.
4. B. HATSCHEK. — Studien über *Amphioxus Lanceolatus*. *Arbeiten aus d. Zool. Inst. der Univ. Wien*, Bd IV, 1881.
5. — Mittheilungen über *Amphioxus*. *Zool. Anz.*, Bd VII, 1884.
6. — Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocœtes. *Verh. d. Anat. Gesell.*, *6e Versammlung*, 1892.
7. E. RAY LANKESTER. — Contributions to the knowledge of *Amphioxus Lanceolatus*. *Quart. journ. of micr. Sc.*, t. XXIX, 1889.
8. E. RAY LANKESTER ET A. WILLEY. — The development of atrial chamber of *Amphioxus*. *Quart. journ. of micr. Sc.*, t. XXX, 1890.
9. A. WILLEY. — The later larval development of *Amphioxus*. *Quart. journ. of micr. Sc.*, t. XXXII, 1891.
10. — Amphioxus and the Ancestry of the Vertebrates. New-York, 1894.
11. J.-W. VAN WIJHE. — Ueber Amphioxus. *Anat. Anz.*, VIII Jahrg., n° 5, 1893.
12. W.-B. SCOTT. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten. *Morph. Jahrb.*, VII, 1882.
13. A. DOHRN. — Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. II. Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei den Teleostiern. *Mitth. a. d. Zool. Stat. Neapel*, Bd III, 1882.
14. — Studien. III. Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei *Petromyzon Planeri*. *Mitth. a. d. Zool. Stat. Neapel*, Bd IV, 1883.
15. A. SHIPLEY. — On some points in the development of *Petromyzon fluviatilis*. *Quart. Journ. of micr. Sc.*, t. XXVII, 1877.
16. C. v. KUPFFER. — Die Entwicklung von *Petromyzon Planeri*. *Archiv. f. micr. Anat.*, Bd XXXV, 1890.
17. — Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. — I. Die Entwicklung des Kopfes von *Acipenser Sturio*. München, Lehmann, 1893.
18. — Entwicklungsgeschichte des Kopfes. *Ergebnisse d. Anat. u. Entw.*, Bd II, 1893.
19. J. BEARD. — The old mouth and the new. *Anat. Anz.*, Bd III, n° 1, 1888.
20. M. USSOW. — Contribution à la connaissance de l'organisation des Tuniciers. *Comptes rendus Soc. imp. sc. nat. Moscou*, vol. XVIII, 1876, en russe.
21. CH. JULIN. — Recherches sur l'organisation des Ascidies simples. *Archives de Biologie*, t. II, 1881.
    Recherches sur l'organisation des Ascidies simples. II. Sur l'hypophyse et quelques organes qui s'y rattachent chez *Ascidia compressa* et *Phallusia mamillata*. *Archives de Biologie*, t. II, 1881.
22. HERDMANN. — In *Proccedings of the R. Soc. Edinburgh* (1882-83).
23. E. VAN BENEDEN ET CH. JULIN. — Mémoire sur la Morphologie des Tuniciers. *Archives de Biologie*, t. VII, 1886.
24. MILNES MARSHALL. — Vertebrate Embryology, 1893.
25. RABL RÜCKHARD. — Der Lobus Olfactorius Impar der Selachier. *Anat. Anz.*, Bd VIII, 1893.
26. R. BURCKHARDT. — Die Homologien des Zwischenhirndaches und ihre Bedeutung für die Morphologie des Hirnes bei niederen Vertebraten. *Anat. Anz.*, Bd IX, 1894.
27. G.-C. PRICE. — Zur Ontogenie eines Myxinoïden. *Sitzungsber. d. math. phys. Klasse d. bayer. Akad. d. Wissensch. z. München*, 1896.

Explication des figures des planches XXI à XXIII.

Abréviations générales.

I, *som*[1], premier somite.
II, deuxième somite.
ag, aorte gauche.
bc, bande ciliée ou son ébauche.
c, corde dorsale.
cbd, cavité buccale définitive.
cr, cavité du rostre.
cv, portion médiane de la cavité du velum.
cvd, portion droite de la cavité du velum.
cvg, portion gauche de la cavité du velum.
fbd, fente buccale définitive.
fH, fossette de Hatschek.
fp, fossette préorale larvaire.
gb, gouttière buccale.
gm, glande en massue.
ld, lèvre droite de la cavité buccale définitive.
lg, lèvre gauche de la cavité buccale définitive.
m, extrémité antérieure du myélencéphale.
mv, muscle du velum.
n, neuropore.
nh, nephridium de Hatschek (Hypophyse).
ob[1], orifice de la 1re fente branchiale primaire.
obl, orifice buccal larvaire ou son ébauche.
onh, orifice pharyngien du néphridium.
ro, Räderorgan.
p[1], premier protosomite ou son prolongement antéro-dorsal.
pea, portion antérieure de la plaque ectodermique gauche.
pei, plaque ectodermique intermédiaire.
pep, portion postérieure de la plaque ectodermique gauche.
s[1], septum intermusculaire entre le 1er et le 2e protosomite.
spl, splanchnocèle.
sqb, éléments squelettiques de l'anneau buccal, ou leur ébauche.
sqt, squelette des tentacules buccaux (labiaux).
stp, portion stomodœale de la fossette préorale larvaire.
tb, tentacule buccal.
td, tube digestif.

Planche XXI.

Les figures I[1], I[2], I[3], I[4], I[5] représentent respectivement les 4e, 5e, 6e, 7e et 8e coupes pratiquées transversalement d'avant en arrière dans la partie antérieure d'une larve dont la longueur totale était de 0mm,43. — Grossissement : 500 diamètres. — Sublimé acétique, carmin boracique. — Cette larve correspond très sensiblement à la larve pourvue de neuf paires de protosomites telle que l'a figurée **Hatschek** (*loc. cit.*, pl. IV, fig. 50 à 53).

I[1] : Coupe transversale passant par le neuropore (*n*), l'ébauche endodermique (*cr*) de la future cavité du rostre (diverticules antérieurs du tube digestif de Hatschek), et les deux prolongements antérieurs et dorsaux de la première paire de protosomites (*p*[1]).

I² : Extrémité antérieure de la portion antérieure de la plaque ectodermique gauche (*pea*).

I³ : La coupe intéresse le point de continuité entre le tube digestif et l'ébauche de la future cavité du rostre.

I⁴ : Extrémité antérieure du tube digestif (*td*); point de continuité entre le premier protosomite et son prolongement dorsal antérieur.

I⁵ : La plaque ectodermique gauche n'existe plus.

Les figures II¹, II² représentent respectivement les 5ᵉ et 6ᵉ coupes pratiquées d'avant en arrière chez une larve dont la longueur totale était de $0^{mm},38$. — Grossissement : 500 diamètres. — Sublimé acétique, carmin boracique.

II¹ : Coupe transversale passant par le neuropore (*n*), et l'ébauche de la cavité du rostre (*cr*). Extrémité antérieure de la portion antérieure de la plaque ectodermique gauche (*pea*).

II² : Point de continuité entre le tube digestif (*td*) et la cavité du rostre. Portion antérieure de la plaque ectodermique gauche (*pea*) saillant vers la profondeur sous forme d'une masse cellulaire pleine sans trace de cavité.

Les figures III¹, III² III³ et III⁴ représentent respectivement les 3ᵉ, 4ᵉ, 5ᵉ et 6ᵉ coupes pratiquées transversalement d'avant en arrière dans la partie antérieure d'une larve un peu plus développée que les précédentes, dont la longueur totale n'était cependant que de $0^{mm},37$. — Grossissement : 650 diamètres. — Sublimé acétique, carmin boracique.

III¹ : Coupe transversale passant par le neuropore (*n*); ébauche endodermique (*cr*) de la future cavité du rostre ; extrémité antérieure de l'ébauche ectodermique (*pea*) de la fossette préorale larvaire.

III² : Cloison de séparation entre le tube digestif et l'ébauche de la future cavité du rostre.

III³ : Extrémité antérieure du tube digestif (*td*).

III⁴ : Extrémité postérieure de l'ébauche de la fossette préorale larvaire.

Les figures IV¹, IV², IV³.... à IV⁷ représentent respectivement les 4ᵉ, 5ᵉ, 6ᵉ, 7ᵉ, 8ᵉ, 9ᵉ et 10ᵉ coupes pratiquées transversalement d'avant en arrière à travers une larve dont la longueur totale était de $0^{mm},46$. — Grossisement : 650 diamètres. — Sublimé acétique, carmin boracique.

IV³ : Paroi antérieure du cul-de-sac antérieur du tube digestif (*td*). Extrémité antérieure de la fossette préorale larvaire (*fp*).

IV⁴ et IV⁵ : Tube digestif (*td*). Fossette préorale larvaire (*fp*).

IV⁶ : Extrémité postérieure de la fossette préorale larvaire.

IV⁷ : Premier indice de l'ébauche de la glande en massue.

Planche XXII.

La figure V représente l'extrémité antérieure d'une larve longue de $0^{mm},55$ vue par sa face latérale gauche. — Grossissement : 500 diamètres. — Sublimé acétique, carmin boracique. Ce stade est intermédiaire entre

les larves à treize et à quatorze protosomites figurées par **Hatschek** (*loc. cit.*, pl. V, fig. 54 et 60).

On distingue : la fossette préorale (*fp*), les limites de la portion postérieure de la plaque ectodermique gauche (*pep*), et la limite postérieure de l'ebauche de la glande en massue (*gm*).

Les figures V^1, V^2, V^3.... à V^9 représentent respectivement les 6e, 7e, 8e, 9e... à 14e coupes transversales, pratiquées d'avant en arrière, de la même larve. — Grossissement : 650 diamètres. — Sublimé acétique, carmin boracique.

V^1 : Cavité du rostre (*cr*). Prolongements antérieurs et dorsaux de la première paire de protosomites (p^1).

V^2 : La paroi antérieure de la fossette préorale larvaire est coupée tangentiellement (*fp*).

V^3 : La fossette préorale larvaire (*fp*) s'est approfondie de gauche à droite; elle se continue avec la portion postérieure, à paroi épaissie, de la plaque primitive ectodermique gauche (*pep*), qui se prolonge en arrière jusqu'à l'ébauche du futur orifice buccal larvaire (V^7).

V^4 : La paroi postérieure de la fossette préorale larvaire est coupée tangentiellement; il en est de même de l'extrémité antérieure du cul-de-sac antérieur du tube digestif (*td*), contre laquelle s'arrête la cavité du rostre.

V^5 et V^6 : La partie du splanchnocèle (*spl*) correspondant au premier protosomite se trouve interrompue à gauche par l'accolement de l'endoderme et de l'ectoderme au niveau du futur orifice buccal larvaire (V^7, *obl*).

V^7 et V^8 : La paroi latérale droite du tube digestif est fortement épaissie pour constituer l'ébauche de la glande en massue (*gm*).

Les figures VI^1 à VI^{15} représentent respectivement les 8e à 22e coupes transversales successives pratiquées d'avant en arrière dans une larve dont la longueur totale était de 1 millimètre. Cette larve est pourvue de son orifice buccal et de sa première fente branchiale primaire, et correspond au stade représenté fig. 64, pl. VI du mémoire de **Hatschek**. — Grossissement : 650 diamètres. — Sublimé acétique, carmin boracique.

VI^1 à VI^4 : La fossette préorale larvaire (*fp*) s'est encore approfondie : son fond est maintenant appliqué contre l'ectoderme de la face latérale droite du corps. Cette fossette, encore indivise, se trouve interposée entre la cavité du rostre (*cr*) d'une part, et d'autre part la corde dorsale (*c*) et les prolongements antéro-dorsaux du premier protosomite (VI^1 à VI^3 p^1). Elle se continue en arrière avec la portion postérieure de la plaque ectodermique gauche, qui s'étend jusqu'au pourtour postérieur de l'orifice buccal larvaire (VI^9). Comme on le voit, il y a lieu de distinguer à la portion de la plaque ectodermique gauche qui s'étend en arrière de la fossette préorale une *partie postérieure* (*pep*) formant les lèvres de l'orifice buccal larvaire (*obl*) et une *partie moyenne* (*pei*) interposée entre cet orifice et la fossette préorale.

VI^7 à VI^{12} montrent la glande en massue (*gm*) déjà très développée. Elle s'est formée aux dépens de la paroi latérale droite du tube digestif, et

communique par un orifice dorsal avec ce dernier (VI⁹) au niveau de la commissure postérieure de l'orifice buccal larvaire.

VI¹³ et VI¹⁴ : Orifice de la première fente branchiale primaire (*ob*¹).

Les figures VII¹ et VII² représentent respectivement les 12ᵉ et 13ᵉ coupes transversales d'une larve du même stade que celle représentée figure VI. — Grossissement : 650 diamètres. — Sublimé et chlorure de platine, carmin boracique. Ces figures montrent la partie intermédiaire de la plaque ectodermique gauche (*pei*), fortement épaissie et garnie d'une touffe de cils. (Cf. fig. VI⁴ et VI⁵.)

La figure VII³ représente la 18ᵉ coupe transversale de la même larve, et montre un large orifice de communication entre la glande en massue (*gm*) et le tube digestif (*td*). (Cf. fig. VI⁹.)

Planche XXIII.

Les figures VIII¹ à VIII⁵ représentent respectivement les 11ᵉ à 15ᵉ coupes transversales pratiquées d'avant en arrière chez une larve un peu plus développée, mais encore pourvue d'une seule fente branchiale. — Grossissement : 650 diamètres. — Liq. de Hermann, safranine.

La fossette préorale larvaire est encore indivise. L'orifice buccal est plus largement ouvert; on distingue nettement dans l'épaisseur de sa lèvre supérieure la séparation de la portion dorsale du premier protosomite gauche (1ᵉʳ somite gauche, *som*¹) d'avec sa portion ventrale (splanchnocèle, *spl*).

Les figures IX¹ à IX⁷ représentent respectivement les 11ᵉ à 17ᵉ coupes transversales successives d'une larve dont la longueur totale était d'environ 1ᵐᵐ,5, et pourvue de trois fentes branchiales primaires. — Grossissement : 650 diamètres. — Sublimé acétique, carmin boracique. La fossette préorale larvaire s'est subdivisée en une partie antéro-dorsale et une partie postéro-ventrale. La partie ventrale, qui se continue en arrière et en bas avec la portion intermédiaire de la plaque ectodermique gauche (*pei*), constitue la *portion stomodœale* (*stp*) de la fossette préorale larvaire. La partie dorsale, qui constitue la *fossette sensorielle de Hatschek* (*fH*), envoie en arrière et à gauche un cul-de-sac appliqué sous le premier somite gauche, et saillant inférieurement dans le splanchnocèle (fig. IX⁶ et IX⁷). Ce cul-de-sac (*nh*) croise la face externe du muscle du velum (*mv*), et, par son extrémité postérieure aveugle, est accolé au tube digestif au niveau de la commissure antérieure de l'orifice buccal larvaire (fig. IX⁷). C'est le prétendu « *nephridium* » de Hatschek; nous le considérons comme l'homologue de l'*hypophyse* de l'Ammocète.

Les figures X¹ à X⁷ représentent respectivement les 9ᵉ à 15ᵉ coupes transversales successives d'une larve pourvue de six fentes branchiales primaires, dont la longueur totale était de 1ᵐᵐ,8. — Grossissement : 500 diamètres. — Liq. de Flemming, safranine. (Ces coupes sont légèrement obliques d'avant en arrière et de gauche à droite.)

La différence essentielle entre ce stade et le stade représenté par les figures IX, en ce qui concerne les organes buccaux, consiste en ce que l'extrémité postérieure du prétendu nephridium de Hatschek s'est soudée avec l'épithélium de la voûte du tube digestif, au niveau de la commissure antérieure de l'orifice buccal larvaire (fig. X^6 et X^7, *onh*). A ce stade, le « *nephridium* » constitue donc un tube antéro-postérieur débouchant par son extrémité antérieure dans la fossette sensorielle de Hatschek, et par son extrémité postérieure dans le tube digestif (pharynx).

Un repli assez saillant sépare déjà la fossette de Hatschek (*fH*) et le « nephridium » (*nh*) d'une part, de la portion stomodœale de la fossette préorale larvaire (*stp*) d'autre part (fig. X^1 à X^3).

Le gérant : **P. Bouchez.**

TABLE DES AUTEURS

1.

fo
fo
g
ep

2.

g

8.

ep
fo
ep
g

13.

ov
o
gs
od
gs
f
p
m
u
m

16.

17.

ex
ch

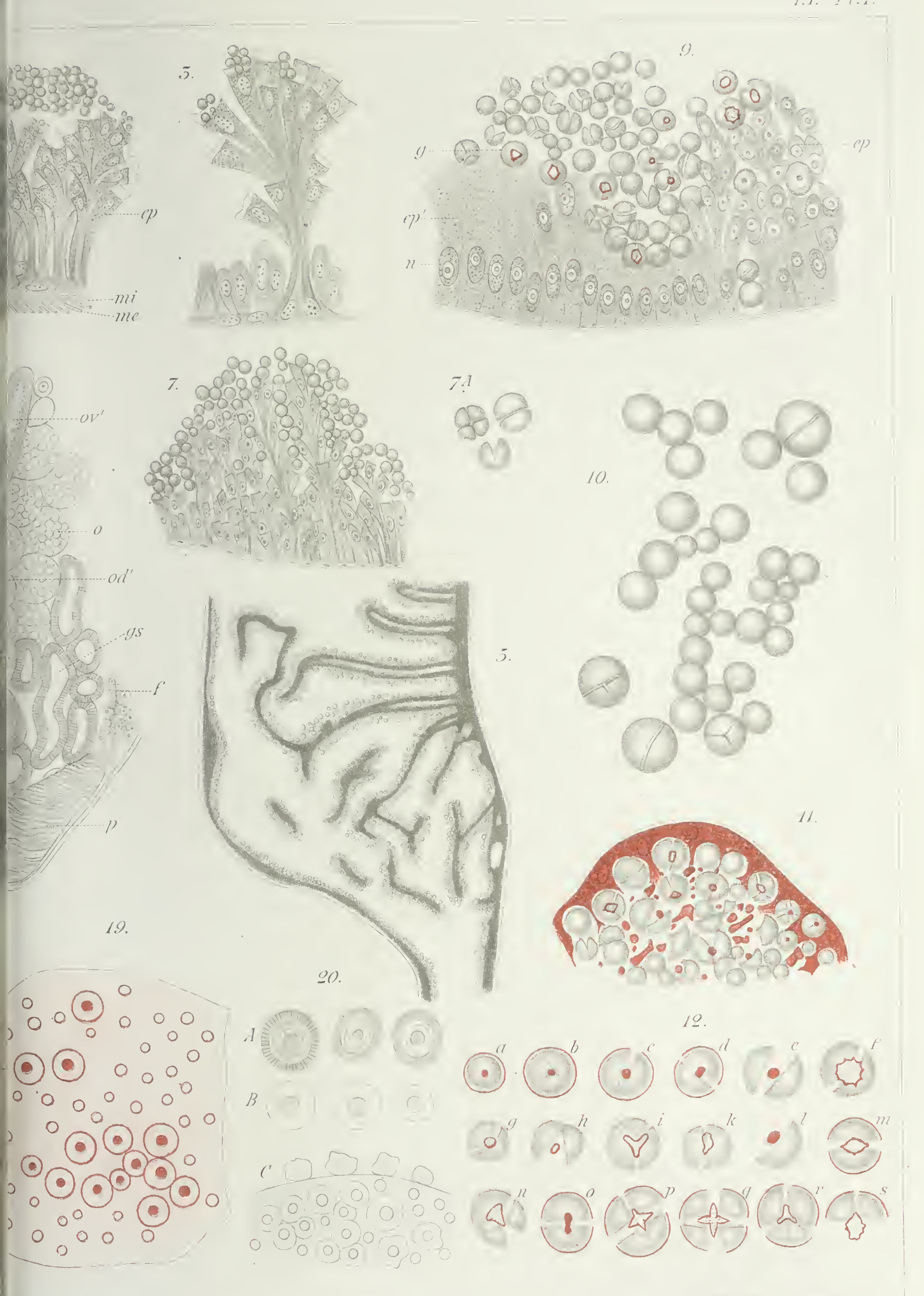
18.

6.

od'
od'
u

Ma.

Sécrétions épithéliales de



...diteurs.

Lith. Werner & Winter Frankfurt a/M.

Janvier 1897.

...reil femelle des Arachnides.

27. 13. 29.
pl ch ov
pl. ep pl ep
14
28. ov ch mq t
26. ex ch
23.
pl ep mi me
24. ex ch v
21.
A B C D E F G H



Janvier 1897.

Sécrétions épithéliales de l'appareil femelle des Arachnides.

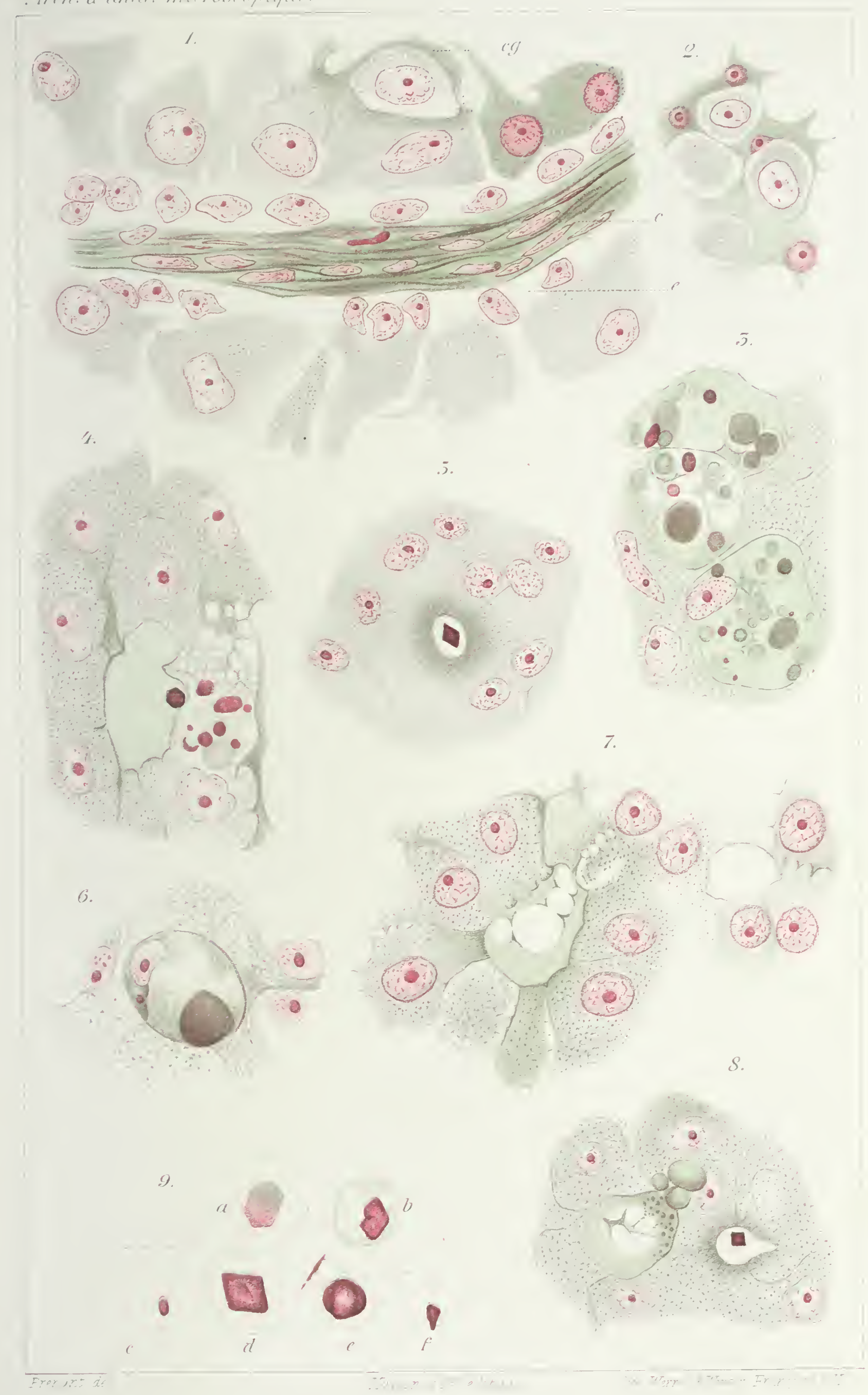


Masson et Cie éditeurs
Janvier 1897.



A. Karmanski del. Masson et Cie éditeurs Lith. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

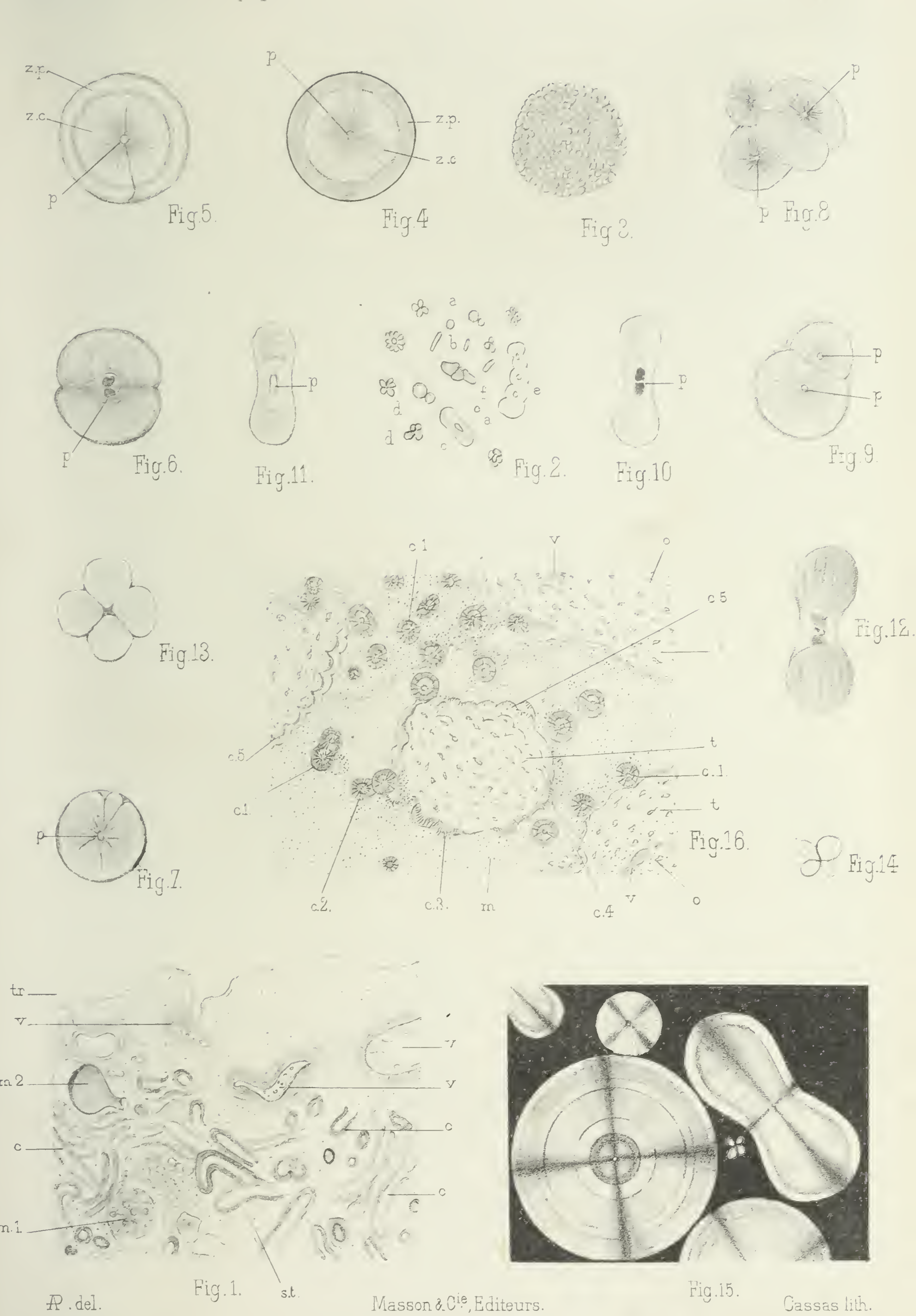
Janvier 1897.


1.
cg
c
e
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
a
b
c
d
e
f



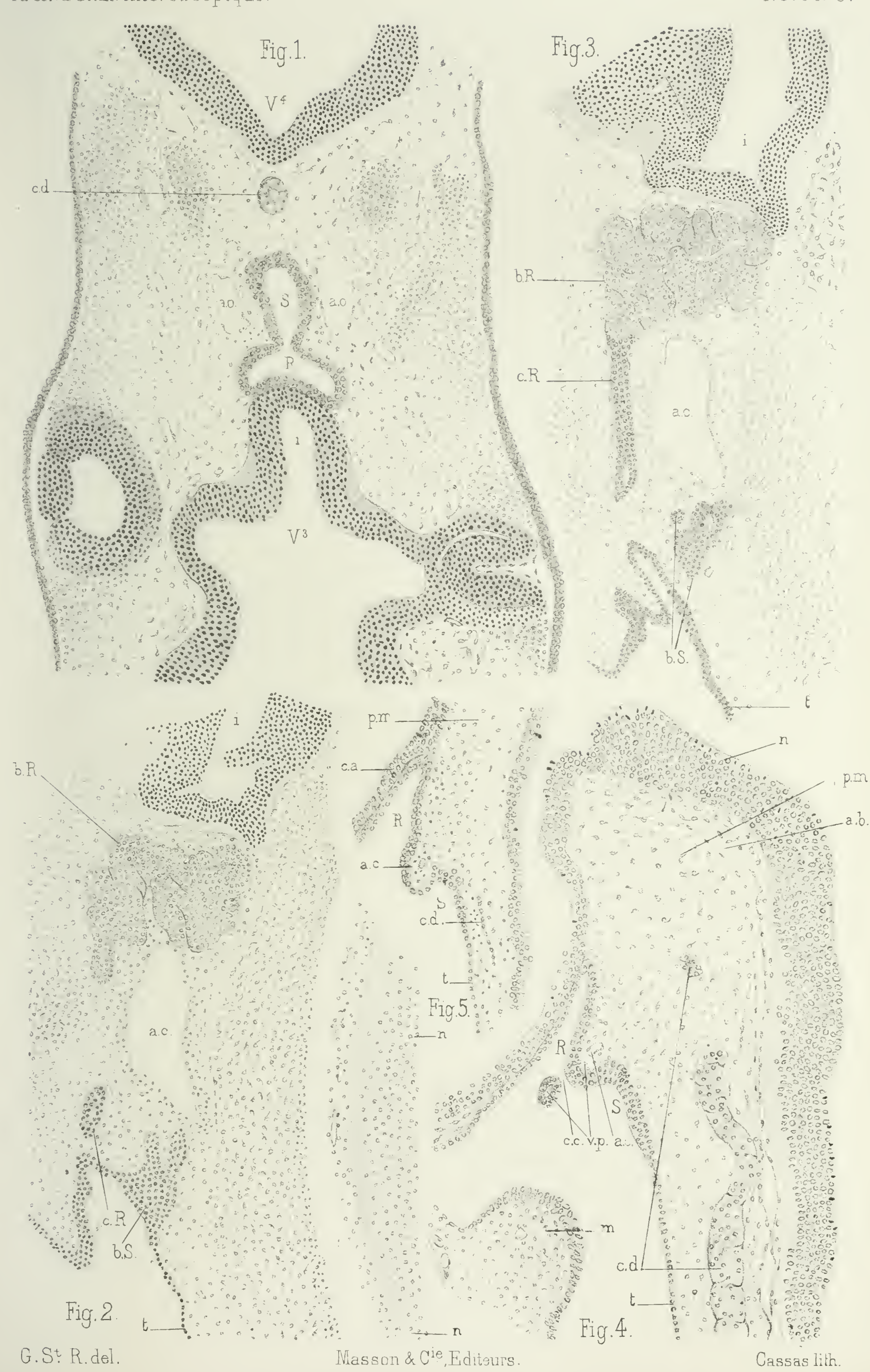
Prenant del. Masson et Cie éditeurs

Janvier 1897.

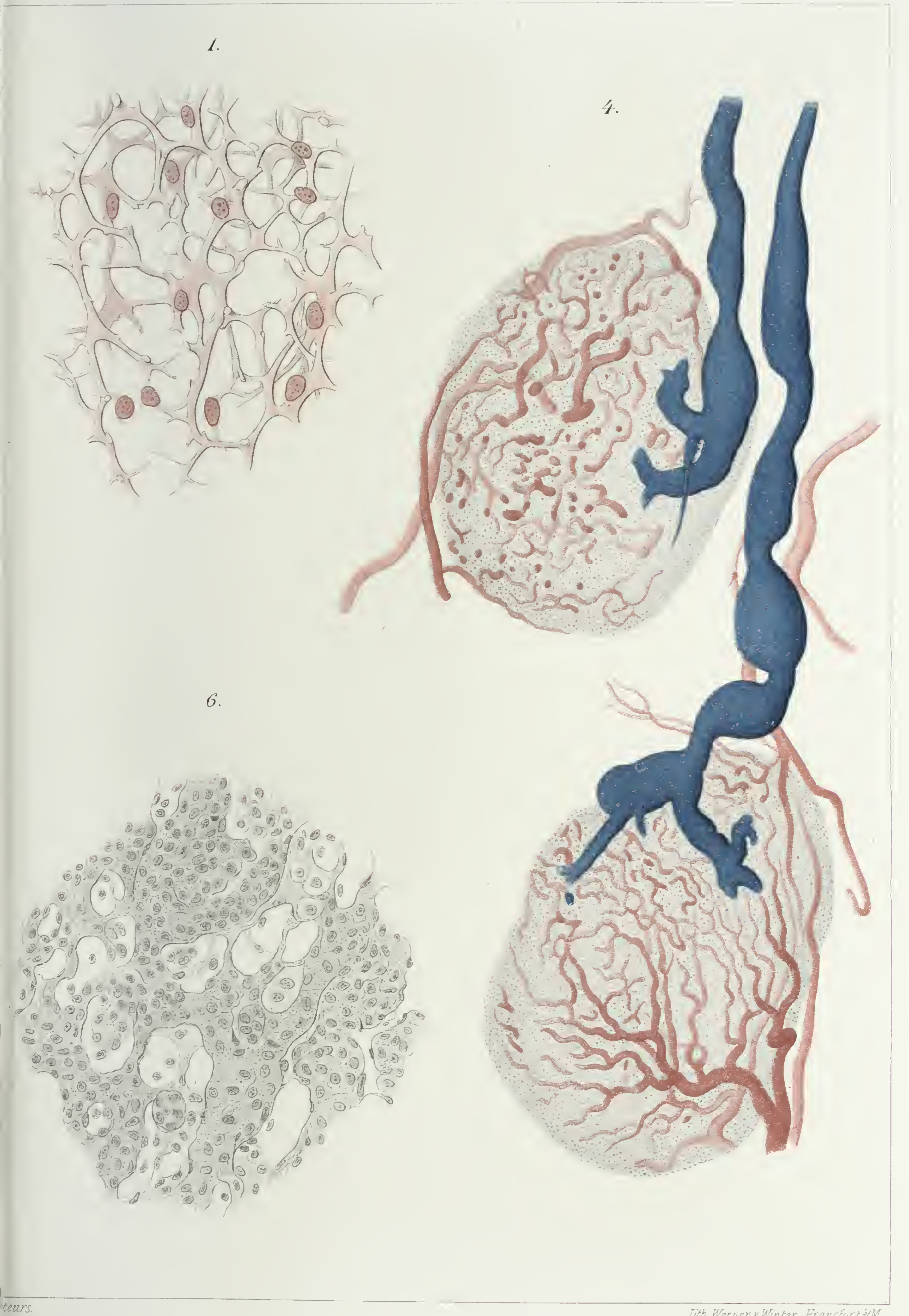


Æ. del. Masson & Cie, Editeurs. Cassas lith.

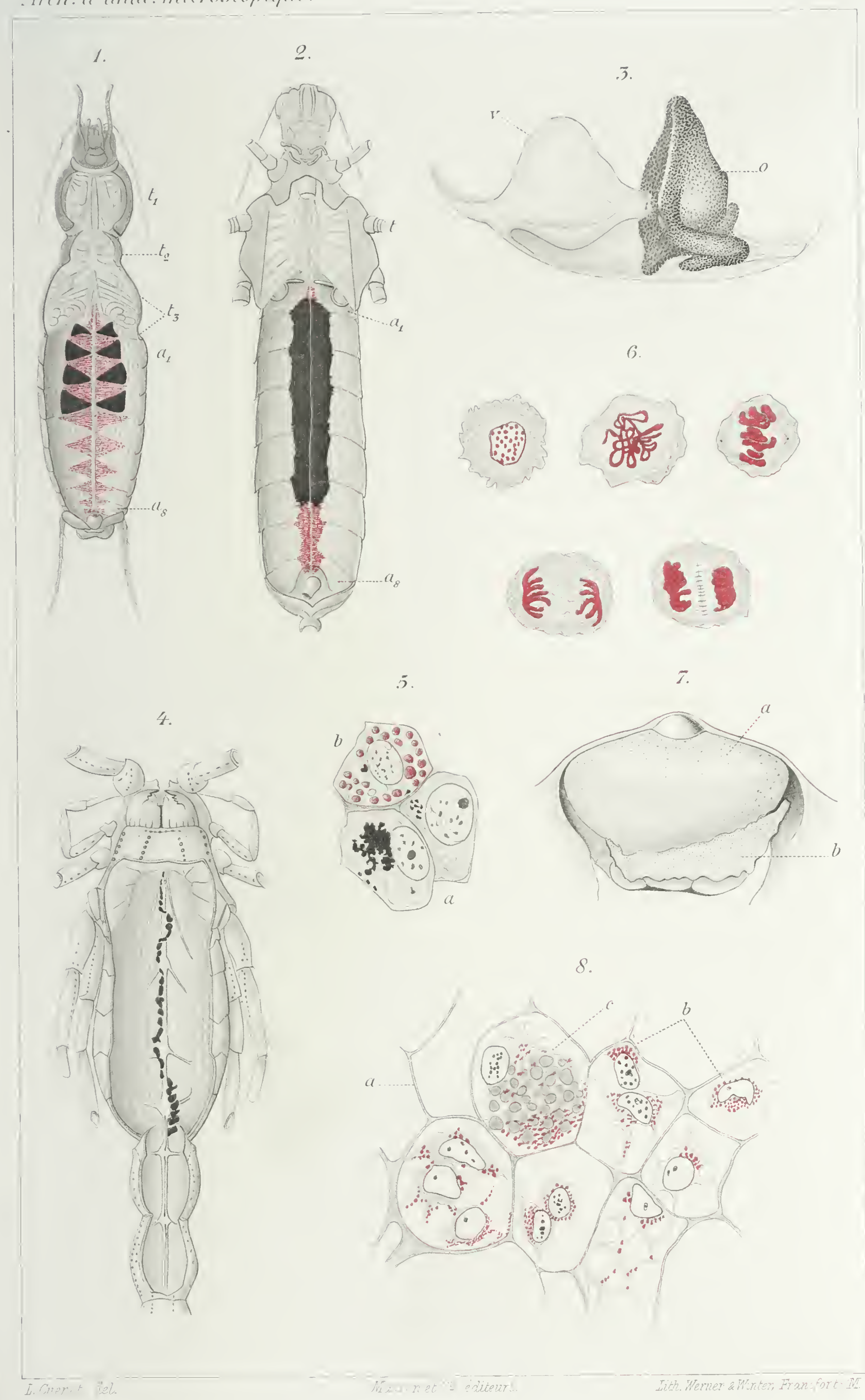
Imp. Lemercier, Paris. Janvier 1897.

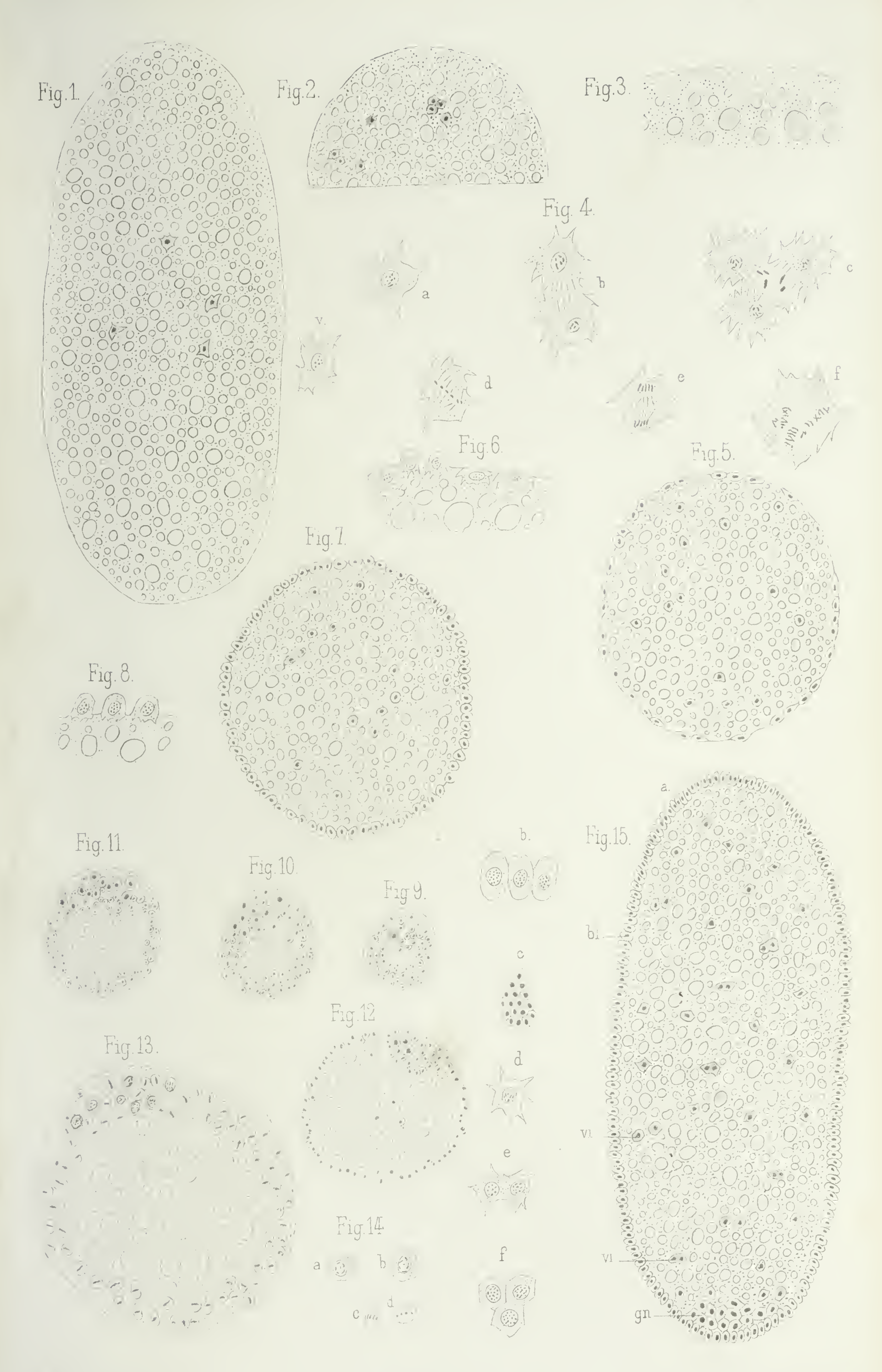

Fig. 1.
V⁴
c.d
a.o.
S
a.o
P
i
V³
Fig. 3.
i
b.R
c.R
a.c.
b.S.
t
Fig. 2
i
b.R
a.c.
c.R
b.S.
t
p.m
c.a
R
a.c
S
c.d.
t
Fig. 5.
n
n
p.m.
a.b.
R
S
c.c. v.p. a.c.
m
c.d
t
Fig. 4.


2.
3.
5.



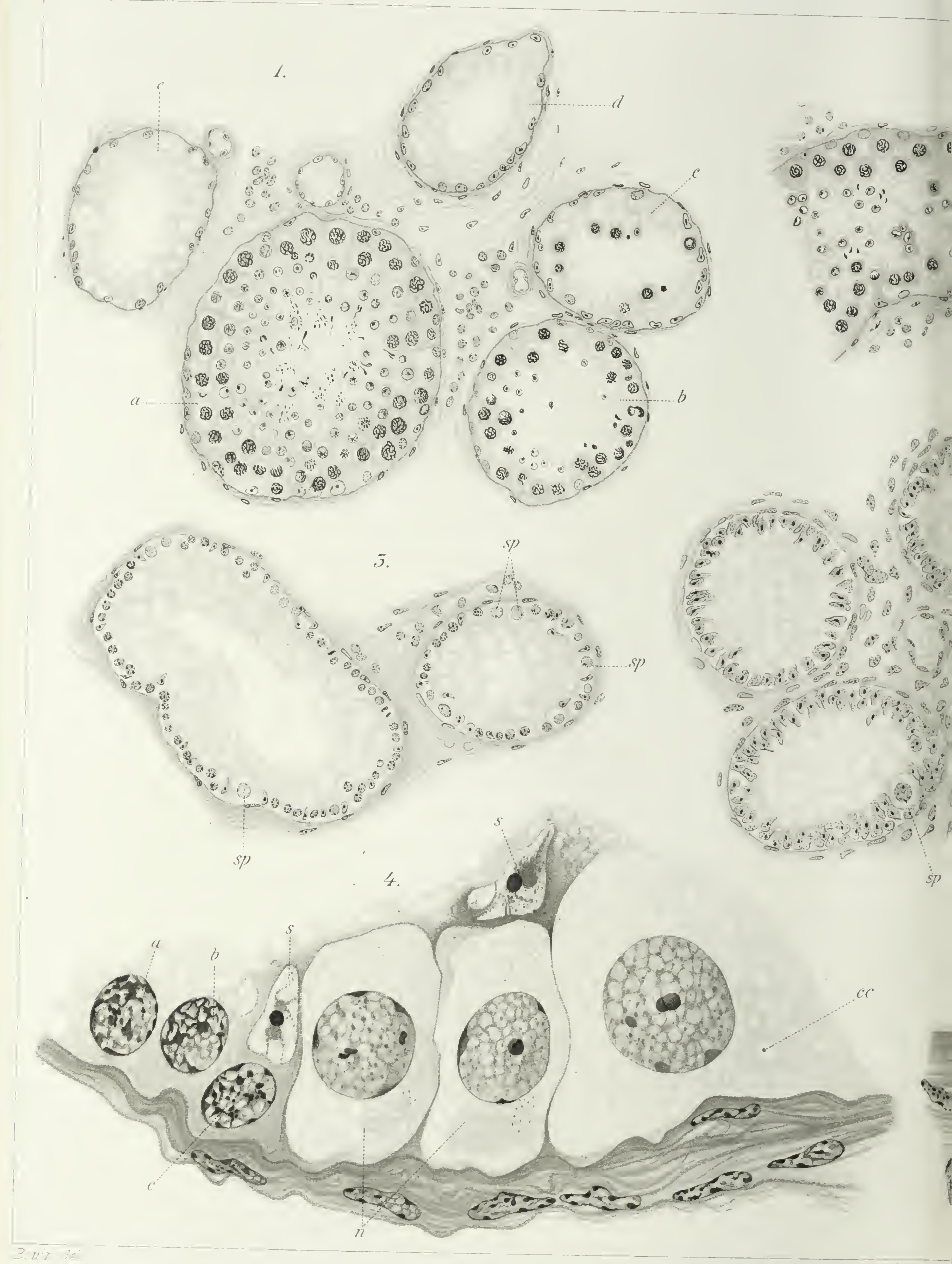
teurs.
Lith. Werner & Winter, Francfort a/M.
Mai 1897.

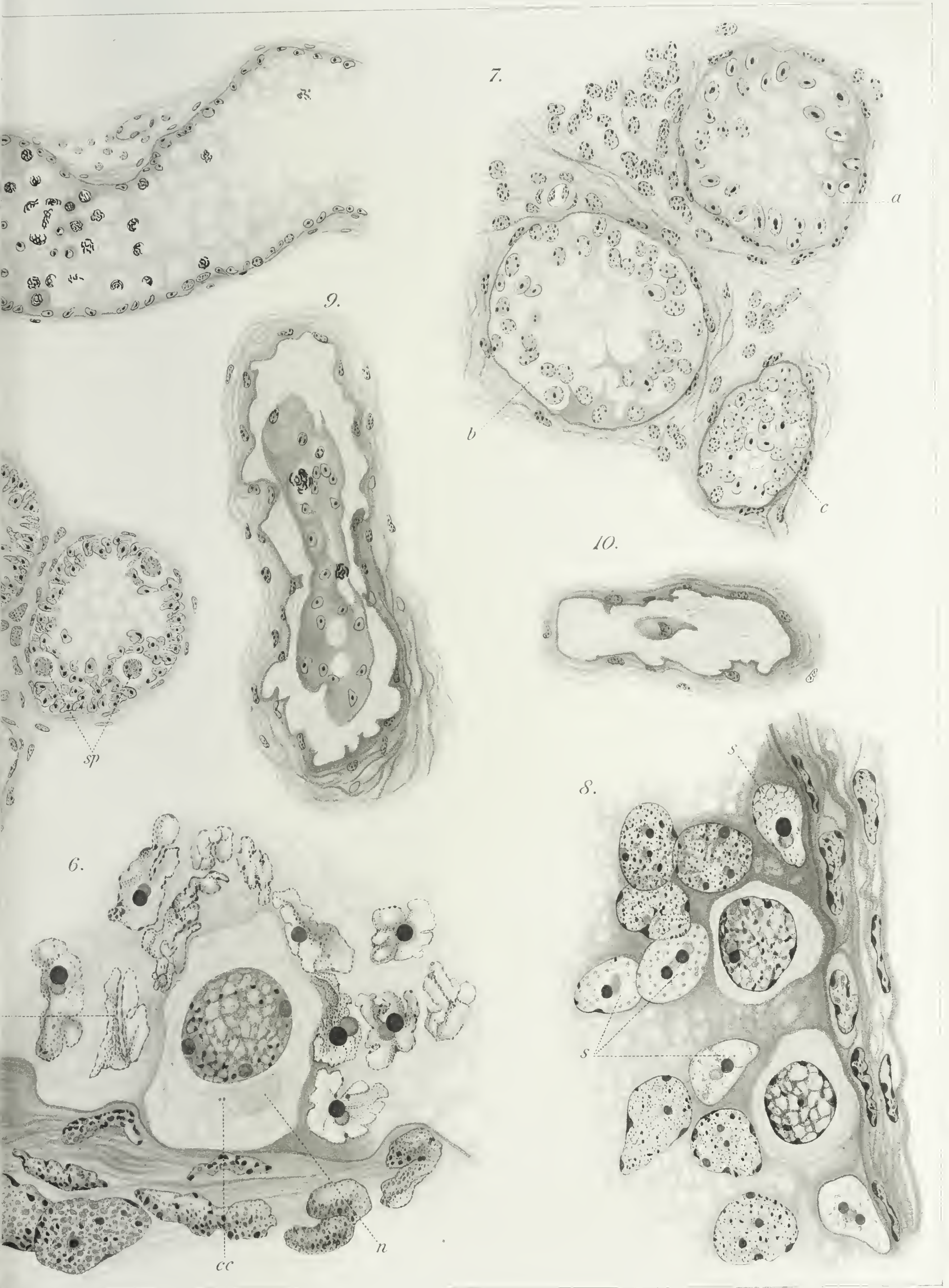

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
v
o
t
a
b
c



A. Lecaillon del. Masson & Cie, Editeurs. Cassas lith.

Imp. Lemercier Paris. Mai 1897

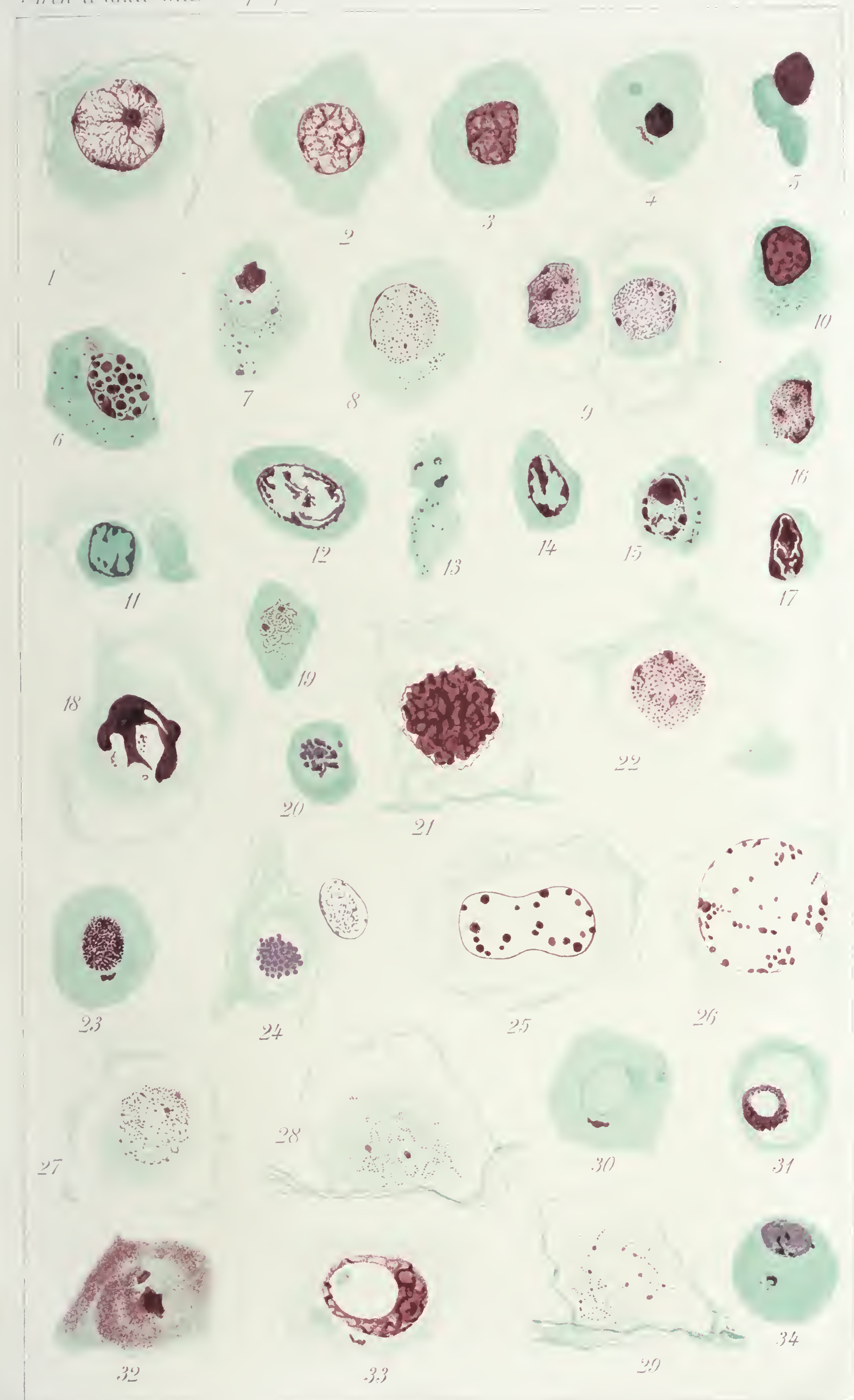

1.
e
d
c
a
b
3.
sp
sp
sp
sp
4.
s
a
b
s
cc
c
n
sp



...teurs.

Lith. Werner & Winter, Francfort s/M.

Mai 1897.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34

1
2
3
5
4
16
6
17
18
30
31
32
33
34
35
36
37
22
38
39
40
23

c

7

8

a

b

b

a

c

10

11

14

9

a

b

d

f

e

e

c

19

a

c

a

b

20

m

g

h

i

k

n

b

15

21

i

28

25

c

n

24

26

27

29

Fig. A

1 2 3 4

5 6 7 8

9 10 11 12

Fig. B

o
ph
glt
tr
glt
2

d
v
m
th
1


1.
bp
p
s
mr
st
mr
fr
cp
p
mr
2.
p
n
nm
3.
cp
ne
mr
nm
st
cp

1.

2.

3.

6.

7.



5.
a
f
b
c
d
e
10.
c
a
b
d
e
c
11.
a
b
d
h
c
g
f
e
c
a
b
d
c
8.
a
b
c
e
d
g
f
b
a
d
b
a
9.

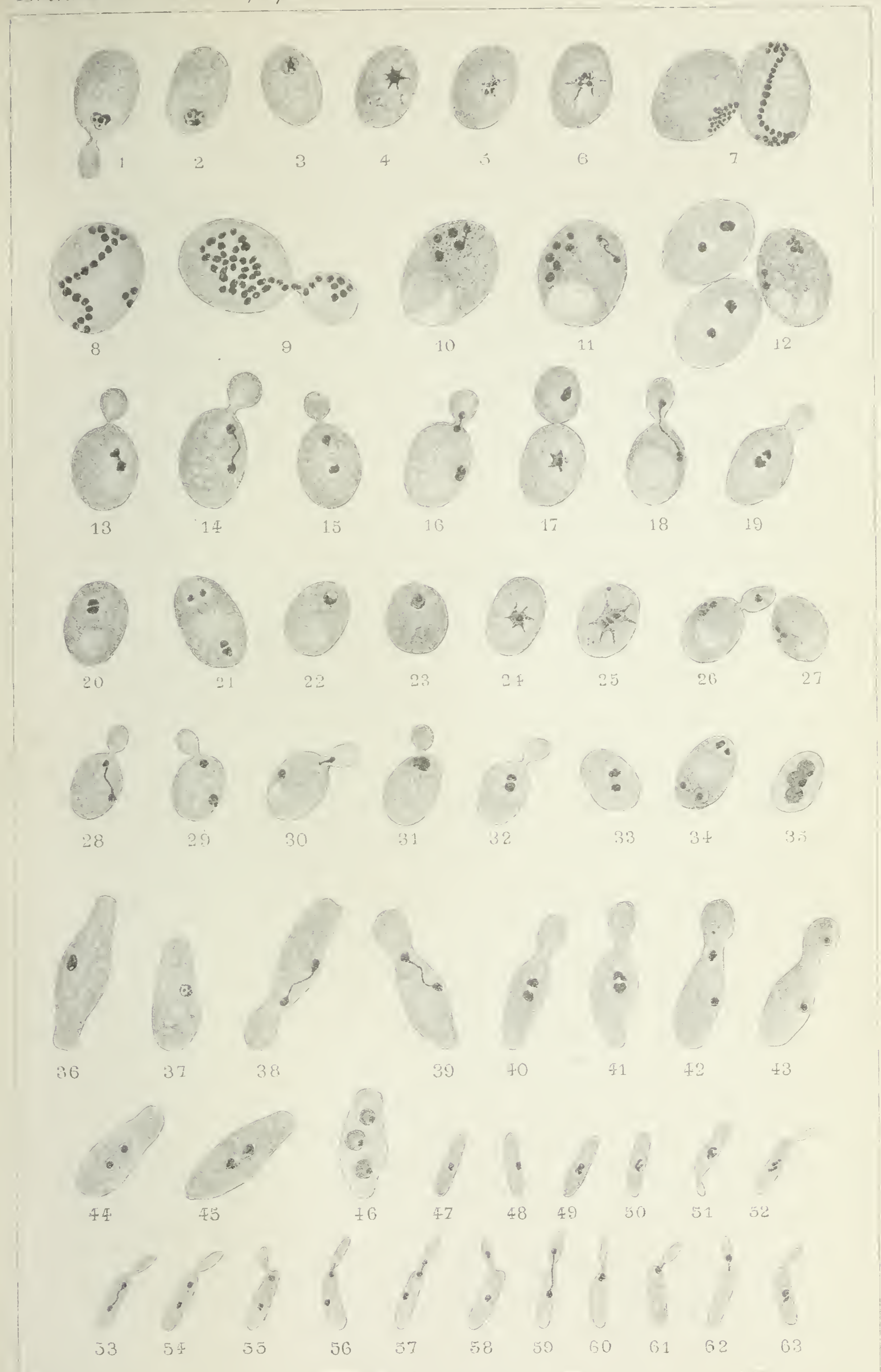


Fig. 2



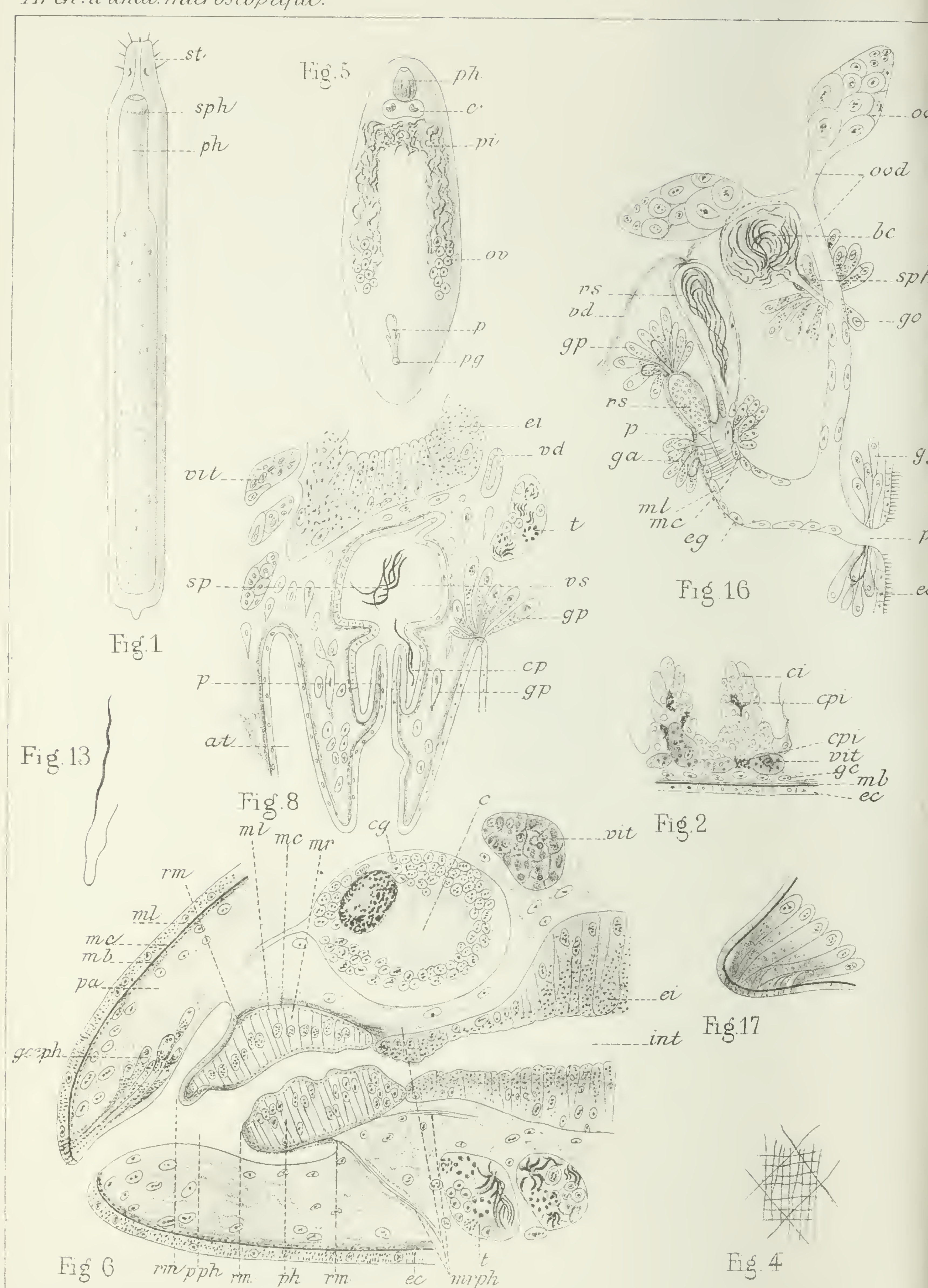
Fig. 1

MASSON & Cie, Editeurs.



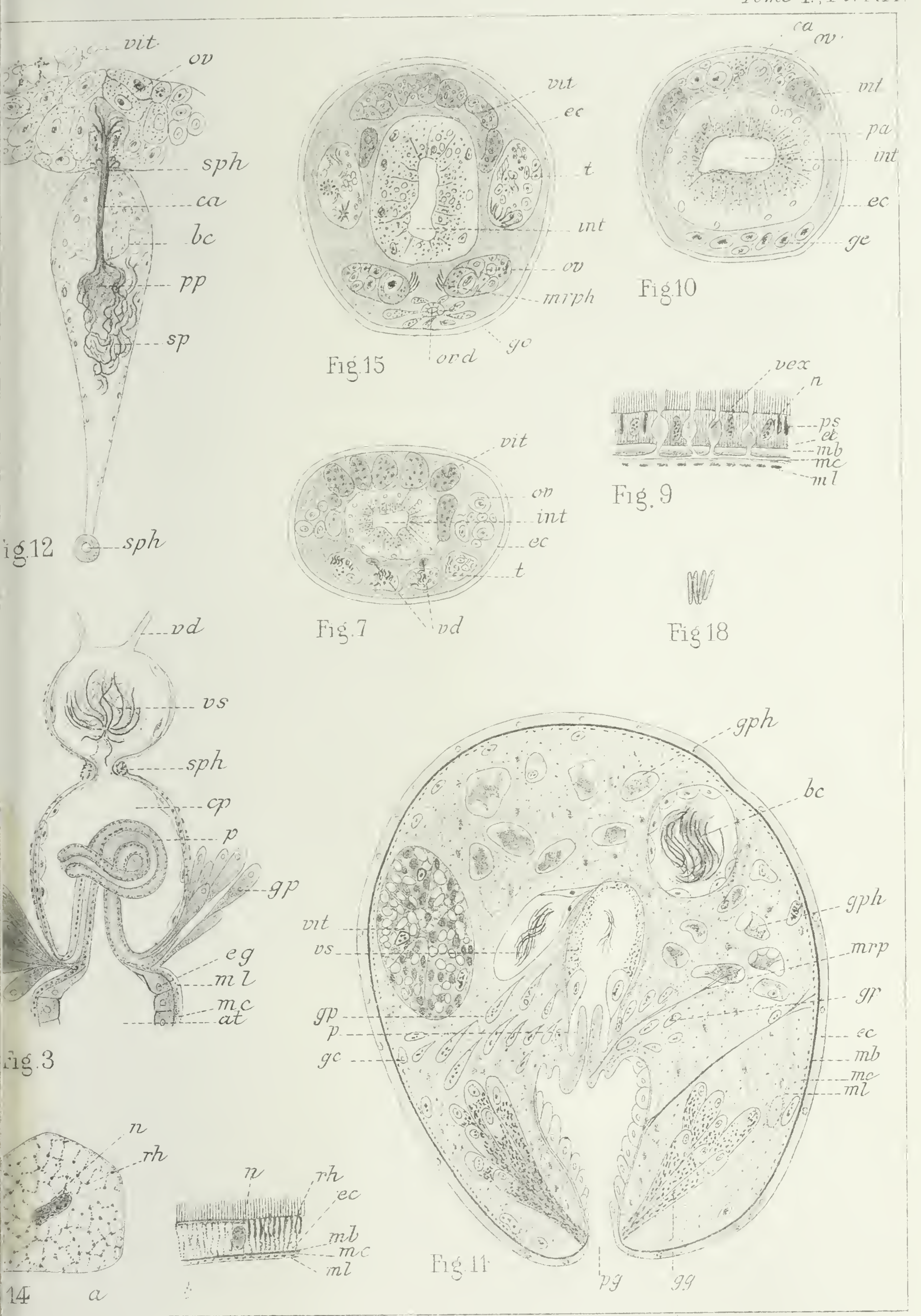
M. Bouin del. Masson et Cie, Editeurs. Cassos lith.

Imp^ies Lemercier, Paris.



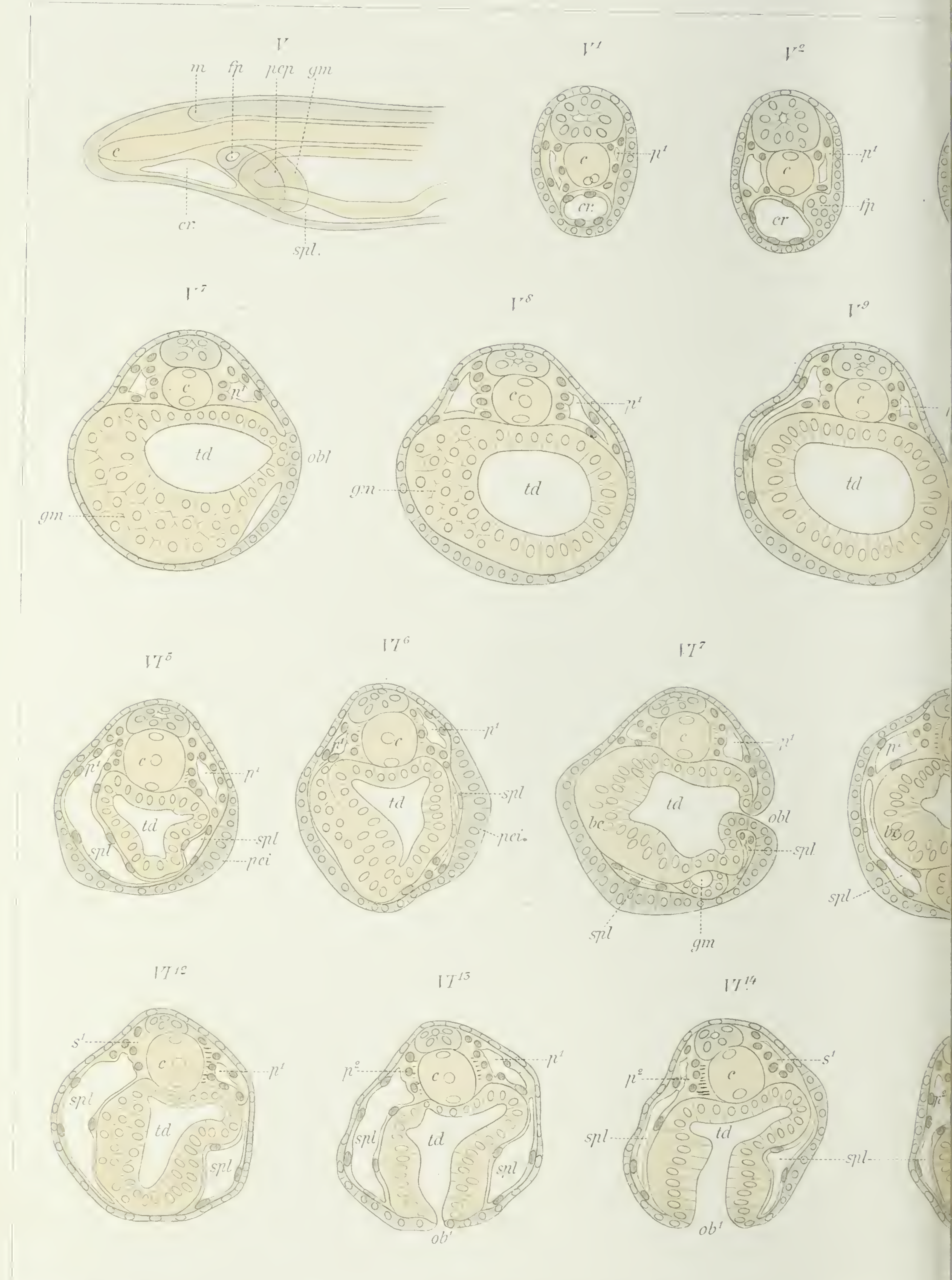
Cassas lith. Fuhrmann del.

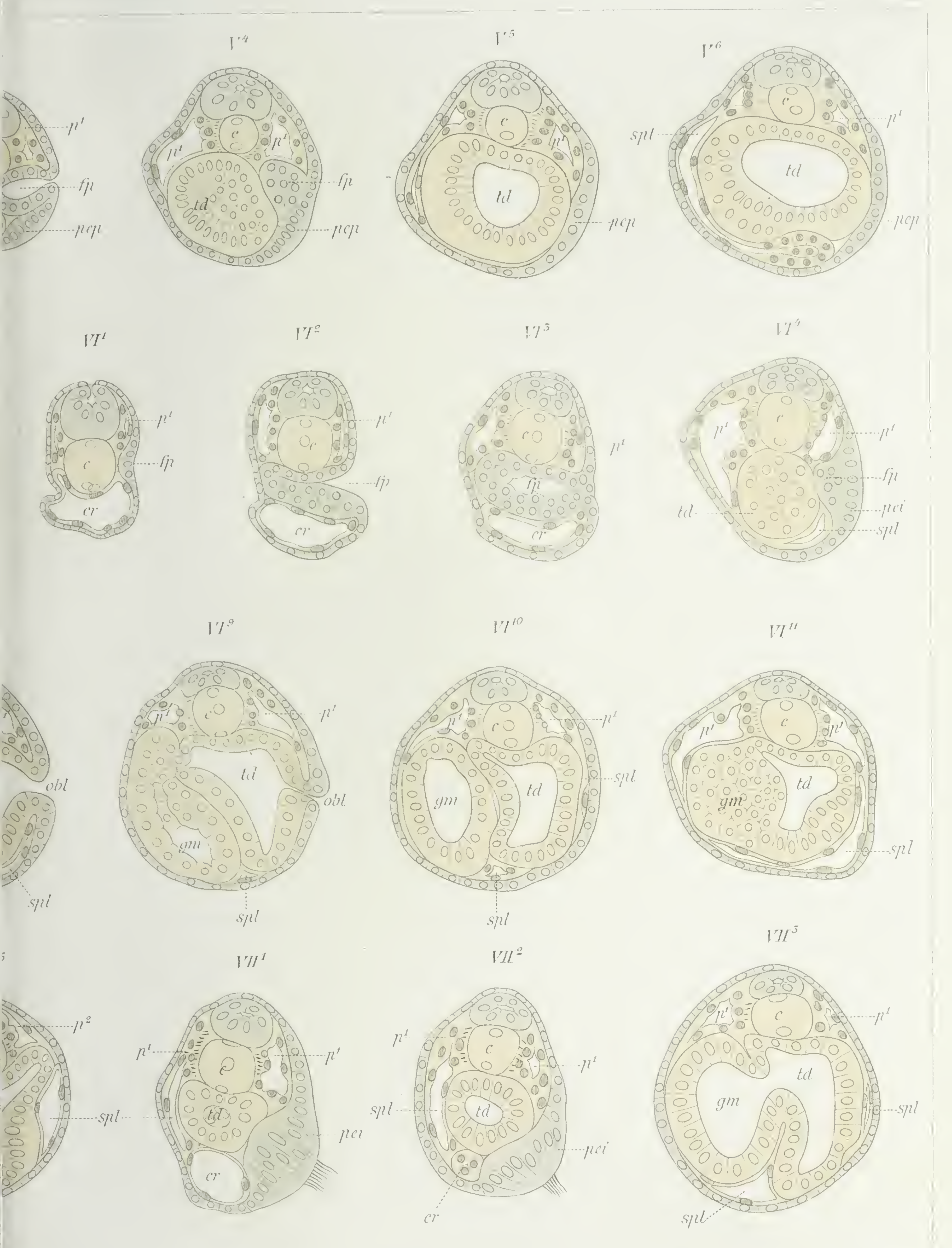
Masson et



Imp. Lemercier Paris.


I1
n
p1
c
cr
I2
n
p1
c
pea
cr
I3
p1
c
pea
I4
c
p1
pea
td
I5
c
p1
td
II1
n
c
p1
pea
cr
II2
p1
c
pea
td
III1
n
c
p1
pea
cr
III2
n
p1
c
pea
III3
p1
c
pea
td
III4
p1
c
pea
td
IV1
p1
c
cr
IV2
c
p1
IV3
p1
c
fp
td
IV4
c
p1
fp
td
IV5
c
p1
fp
td
IV6
c
p1
fp
td
IV7
c
p1
td
pep


V
m
fp
pcp
gm
c
cr.
spl.
V¹
V²
p¹
fp
cr
V⁷
V⁸
V⁹
td
obl
gm
VI⁵
VI⁶
VI⁷
spl
pci
bc
VI¹²
VI¹³
VI¹⁴
s¹
p²
ob¹



Lith. Werner & Winter, Frankfurt M.


VIII¹
VIII²
VIII³
VIII⁴
p¹
Som¹
fp
pei
cr
spl
td
bc
IX³
IX⁴
IX⁵
f.H
nh
stp
X²
X³
X⁴
mv
gm
c


VIII⁵
IX¹
IX²
IX⁶
IX⁷
X¹
X⁶
X⁷
Som¹
p¹
c
spl
obl
bc
td
cr
stp
f.H
nh
mv
pei
onh
sph
gm
fb¹⁰


UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
3 0112 116717247